

SÉRIE A. N° 237

N° D'ORDRE :

261

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

M. A. BACK

1^{re} THÈSE. — ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DU MÉSEN-
CHYME CHEZ LES SALMONIDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le ¹⁸ juin 1932 devant la Commission d'examen

MM. CH. PÉREZ..... *Président.*

ROBERT-LÉVY.. }
M. PRENANT... } *Examineurs.*

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1932



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A. N° 237

N° D'ORDRE :

261

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ

PAR

M. A. BACK

1^{re} THÈSE. — ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DU MÉSEN-
CHYME CHEZ LES SALMONIDES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le juin 1932 devant la Commission d'examen

MM. CH. PÉREZ..... *Président.*

ROBERT-LÉVY.. }
M. PRENANT... } *Examineurs.*

MASSON ET C^{IE}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1932

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen. C. MAURAIN. *Professeur*, Physique du globe.
Doyen honoraire. . . M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires. H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Emile PICARD.
Remy PERRIER.

E. GOURSAT Analyse supérieure et algèbre supérieure.
P. JANET Electrotechnique générale.
F. WALLERANT Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et Mécanique céleste.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Emile BOREL Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND Chimie biologique.
Jean PERRIN Chimie physique.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
M^{me} P. CURIE Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN Chimie générale.
L. MARCHIS Aviation.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON Physique générale.
J. DRACH Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
R. LESPIEAU Théories chimiques.
P. PORTIER Physiologie comparée.
Charles PÉREZ Zoologie.

Professeurs E. BLAISE Chimie organique.
P.-A. DANGEARD Botanique.
Léon BERTRAND Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD Biologie expérimentale.
G. JULIA Calcul différentiel et calcul intégral.
Paul MONTÉL Mécanique rationnelle.
V. AUGER Chimie appliquée.
P. WINTREBERT Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ Biologie maritime.
Eugène BLOCH Physique théorique et physique céleste.
— Etude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB Géologie.
P. PASCAL Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN Théories physiques.
E. ESCLANGON Astronomie.
H. BÉNARD Mécanique expérimentale des fluides.
G. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM Botanique.
A. GUILLIERMOND Botanique. (P. C. N.)
A. DENJOY Mathématiques générales.
A. DUFOUR Physique. (P. C. N.)
H. BÉGHIN Mécanique physique et expérimentale.

E. PÉCHARD Chimie. (Enseig^r P. C. N.)
A. GUILLET Physique.
M. GUICHARD Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY Pétrographie.
A. DEREIMS Géologie.
H. MOUTON Chimie physique.
L. DUNOYER Optique appliquée.
M. JAVILLIER Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY Zoologie.
A. DEBIERNE Radioactivité.
E. DARMOIS Physique.
G. BRUHAT Physique.
F. PICARD Zoologie. (Évolution des êtres organisés.)
L. JOLEAUD Paléontologie.
M. FRÉCHET Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.

M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organique.
FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER Physique. (P. C. N.).
VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
De BROGLIE Théories physiques.
LABROUSTE Physique du Globe.
FREUNDLER Chimie (P. C. N.).
PRENANT Zoologie.
P. JOB Chimie générale
CHRÉTIEN Optique appliquée.
BOHN Zoologie (P. C. N.).
BOURGUELL Chimie (P. C. N.).
COMBES Sciences naturelles. (P. C. N.).
GARNIER Mécanique rationnelle.

Secrétaire. A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT DU MÉSENCHYME CHEZ LES SALMONIDES

Par M. A. BACK.

(Travail fait au Laboratoire d'Embryogénie
comparée du Collège de France.)

SOMMAIRE

I. — INTRODUCTION ET TECHNIQUE	223
II. — ORIGINE DU MÉSENCHYME	228
a) Mésoenchyme sclérotomial	228
b) Mésoenchyme somatopleural	231
III. — MILIEU INTERCELLULAIRE	235
IV. — LES CELLULES FIXES DU MÉSENCHYME	241
a) Formation du réseau mésenchymateux	241
b) Cellules fixes à l'état vivant	247
c) Structure des cellules fixes	249
d) Propriétés physiques des cellules fixes	250
V. — LES CELLULES LIBRES	253
a) Apparition et répartition des cellules libres	253
b) Forme et mouvements	254
c) Structure des cellules libres	256
d) Origine des cellules libres	257
e) Cellules pigmentaires	260
VI. — APPARITION DU COLLAGÈNE	261
VII. — RÉSUMÉ	264
VIII. — BIBLIOGRAPHIE	265

I. — INTRODUCTION

Chez un embryon de Vertébrés, la dislocation des lames épithélioïdes mésoblastiques isole des cellules mobiles qui forment d'abord un mésoenchyme indifférent; ce mésoenchyme semble représenter plutôt un stade intermédiaire dans l'évolution ontogénétique d'une partie du mésoblaste, qu'un tissu embryonnaire proprement dit.

Les cellules mésenchymateuses indifférentes constitueraient donc moins une espèce cellulaire, qu'un état cellulaire. Elles dif-

férent en cela nettement d'autres éléments qui s'isolent aussi très tôt de certaines régions du mésoblaste, cellules mobiles, elles aussi, mais à caractère spécifiquement déterminé : tels par exemple les angioblastes au sens de **Minot** et **Sabin**.

La différenciation ultérieure du mésenchyme indifférent est plus ou moins rapide selon le groupe zoologique considéré et suivant la vitesse propre du développement embryonnaire. La transformation de ces éléments en cellules migratrices du type histioïde ou lymphocytoïde et en cellules fixes du type fibroblastique, puis chondroblastique, etc., pose de multiples problèmes d'histogénèse que de nombreux travaux n'ont pas entièrement résolus.

Tout d'abord, on peut se demander dans quelle mesure et de quelle manière la différenciation précoce des grandes régions du mésoblaste, au moment même où celui-ci s'étend à partir de la ligne primitive, influence les caractères du mésenchyme indifférent auquel elles donnent naissance. C'est-à-dire que les données relatives à la topographie générale des premières apparitions du mésenchyme doivent être précisées avant d'envisager l'étude de ses éléments.

D'autre part, les observations et théories de **V. Szily**, **Studnicka**, **Meves**, **Laguesse** et autres concernant l'existence primitive d'un mésostroma, posent de nombreux problèmes sur le milieu dans lequel se développent les différentes parties du mésenchyme et sur le rôle du mésostroma dans la formation du réseau mésenchymateux. L'existence même du mésostroma, son caractère de charpente primitive et temporaire, guidant les cellules, exige sinon des preuves, du moins une discussion de chaque cas observé.

Les différenciations ultérieures des cellules du mésenchyme, la formation et l'apparition de groupes cellulaires spécifiques et plus ou moins distincts l'un de l'autre posent encore aujourd'hui beaucoup de problèmes, malgré les précisions apportées par les travaux de **Maximoff**, **Dantchakoff**, **Laguesse**, etc.

Laguesse, **Ferguson**, **Stockard** ont montré tout l'intérêt que présente l'embryon des Téléostéens permettant comme celui de la Truite, du Saumon ou du *Fundulus*, de suivre, à l'état vivant, la formation du mésenchyme, le comportement de ses cellules, leur différenciation ultérieure précédant la formation du tissu

conjonctif proprement dit, dans sa complexité histiotypique. En même temps, les Téléostéens se comportent d'une manière toute spéciale en ce qui concerne les potentialités de quelques régions du mésoblaste; le développement de celui-ci est connu en détail par les recherches de **Henneguy, Ziegler, Swaen et Brachet**, et d'autres encore. De plus, chez le Saumon et encore plus chez la Truite, le développement est assez lent pour que l'état de mésenchyme présente une apparente stabilité.

L'étude de ces questions et de quelques autres qui touchent de près au problème du développement du mésenchyme chez la Truite et le Saumon m'a été suggérée par M. le Professeur Fauré-Fremiet. Ce travail a été poursuivi dans le laboratoire d'Embryogénie comparée du Collège de France, sous sa direction. Je suis heureux de lui adresser ici tous mes remerciements pour ses conseils et pour le bienveillant intérêt qu'il m'a témoigné. Je suis très reconnaissant à M. le Professeur Ch. Pérez d'avoir bien voulu présider la soutenance de ma thèse; je le remercie également de l'accueil et des conseils que j'ai trouvés dans son laboratoire, je remercie également M. le Professeur M. Prenant qui m'a toujours si cordialement encouragé de son appui et de ses conseils; je remercie enfin mes camarades du laboratoire d'Embryogénie comparée et particulièrement, Mlle H. Garrault, assistant.

Le matériel employé se compose essentiellement de trois lots d'embryons de Saumon (*Salmo salar*) et de trois lots d'embryons de Truite (*Trutta fario*, *Salmo irideus*). Quelques arrivages de ponte plus tardive m'ont donné la possibilité de compléter et de vérifier quelques points restés en suspens. Les œufs de Saumon ont été mis aimablement à ma disposition par M. Le Clerc, Inspecteur des eaux et forêts (établissement du moulin d'Aulne près de Carhaix), par M. Kreitmann, Inspecteur des eaux et forêts (Établissement de pisciculture de Thonon) et par Mrs. Grandjean, Chef du Service technique de Pisciculture à la Préfecture de la Seine et Saux (aquarium du Trocadéro); qu'ils veuillent bien trouver ici mes remerciements les plus sincères.

A leur arrivée, les œufs ont été placés dans des auges remplies d'eau courante (eau de source) dans un bâtiment non chauffé. La température de l'eau a varié de 6° à 16° C. avec une moyenne de

12° C. Cette température, peut-être un peu trop haute, peut avoir une influence sur la robustesse des alevins, en accélérant leur développement, mais ne joue aucun rôle modificateur dans le processus même du développement. Dans certains cas, quand on veut retarder le développement, il suffit de mettre les œufs à la glacière; le ralentissement est très sensible; ainsi un lot a été partagé en deux : une partie a été conservée à la glacière (2°-3°) dans de l'eau renouvelée chaque jour; la seconde moitié est restée dans l'eau courante, à la température moyenne de 12°. Au bout de 3 semaines, la différence de taille de ces deux lots était considérable.

L.-F. Henneguy dans son travail sur le développement de la Truite, a appliqué la notation de Balfour en désignant chaque stade différent par une lettre. Cette méthode appliquée seulement aux premiers stades du développement a été complétée et élargie par **Laguesse**¹. J'ai ajouté à cette notation la longueur correspondante de chaque embryon. Pour cela, l'embryon est extrait de sa coque et mesuré avant sa fixation par un pied à coulisse à un dixième de millimètre près. L'extraction des embryons de leurs coques, se fait à l'aide de deux pinces à griffes, qui permettent de pincer et de déchirer la coque puis de libérer l'embryon sans le léser. Les très jeunes embryons (jusqu'au stade L) s'ils ne sont pas fixés immédiatement, sont placés dans l'eau physiologique à 7 p. 1 000. Les plus âgés sont conservés dans l'eau courante.

Pour l'étude histologique, les techniques habituelles ont été employées. Divers liquides fixateurs, tels que Bouin, Helly, Zenker (ces derniers avec postchromisation), Carnoy, sublimé et formol salé ont été employés souvent comparativement. Les colorations employées le plus couramment ont été hémalun-éosine (l'hémalun de Carazzi a donné des résultats particulièrement intéressants); mucicarmine-hémalun-jaune métanil selon le procédé indiqué par

1. **Laguesse** caractérise les stades suivants : A à H (de **Henneguy**), précédant la fermeture du blastopore vitellin; I, fermeture du blastopore vitellin; K, formation du rein céphalique, apparition des bourgeons pancréatique et hépatique; L (8-9 mm.), apparition du pigment oculaire (l'œuf est dit alors « embryonne »); M (10-12 mm.), formation du bourgeon de la vessie natatoire. Épaississement de la veine sous-intestinale au point où apparaîtra l'ébauche splénique. M' (6-12 jours avant l'éclosion), la rate se montre comme un organe distinct. N (20-25 mm.), alevin nouvellement éclos; de N à P, la vésicule vitelline diminue, l'alevin se pigmente et devient pisciforme; P (30-35 mm.), deux mois et demi à trois mois; forme et structure caractéristiques de l'espèce jeune.

Romeis, et enfin hématoxyline au fer. Pour le tissu collagène, la méthode de Mallory modifiée par **Heidenhain** (Azanfärbung) a toujours été employée et a donné des résultats excellents. Pour déceler la présence du glycogène, je me suis servi de la gomme iodo-iodurée.

Les coupes étaient habituellement de $7,5\ \mu$; mais pour certaines études cytologique des séries ont été faites à une épaisseur moindre.

Les observations *in vivo*, notamment avec les colorations vitales ont été faites de la manière suivante : l'animal libéré de la coque était placé dans une solution physiologique colorée pendant un temps plus ou moins long, selon la concentration du colorant. Les colorants vitaux employés sont les suivants : rouge neutre, violet dahlia, vert janus, bleu de crésyl brillant. Au moment jugé convenable, l'animal était placé sur la lame dans une goutte de liquide coloré, recouvert d'une lamelle paraffinée afin d'éviter la dessiccation. Les cellules pouvaient rester ainsi en parfait état pendant douze heures. Une telle préparation mise à la glacière permettait d'observer encore les mouvements cellulaires après vingt-quatre heures.

Les colorants acides tels que le bleu trypan ont été utilisés en injection. Les observations *in vivo* ont été complétées par des enregistrements cinématographiques réalisés en collaboration avec M^{me} **François-Franck**. Les embryons étaient alors anesthésiés par la méthode de **Clark** (solution de chlorétone à 9 p. 1000 salée à 7 p. 1000 qui n'altère par les mouvements cellulaires), puis placés sur une lamelle dans une goutte de gélose salée très diluée qui assure l'immobilisation; le tout était recouvert d'une lamelle et luté à la paraffine. La chlorétonisation a été employée également pour la micro-manipulation. Pour les micro-injections, je me suis servi de l'appareil de **Peterfi**, pour l'étirement du réseau du mésenchyme de l'appareil de **Chambers**. Dans ces cas, l'embryon anesthésié était habituellement couché sur une lame de verre recouverte d'une feuille de papier à cigarettes, ce qui permettait un éclairage convenable et retenait l'animal à sa place.

La méthode de cultures *in vitro* a été employée; son but était surtout d'observer les cellules du mésenchyme au point de vue du mouvement général, de la prolifération, de l'émigration, etc. Pour

obtenir des cultures stériles, on a procédé de la façon suivante : on plonge l'œuf dans une faible solution (rose) de permanganate de K, jusqu'à ce que la coque devienne légèrement brunâtre, puis on place l'œuf dans un récipient contenant du liquide de Ringer stérile, et on ouvre la coque. Une fois l'embryon sorti et le vitellus dissous dans le Ringer, on prend la région choisie et on la met en culture. Le milieu utilisé a été le plasma de Poulet et le plasma de Truite; mais, après deux ou trois essais, le plasma de Truite a dû être abandonné et le plasma de Poulet a été employé pour toutes les expériences. Les cultures ont été conservées à la température du laboratoire. Ces essais ont permis de suivre, d'une part les mouvements des cellules du mésenchyme, d'autre part d'observer la différenciation et les migrations des nombreuses cellules pigmentaires.

Une nouvelle technique a été appliquée à l'étude de l'influence des ultra-sons sur les cellules du mésenchyme vivant. Les ultra-sons ont été considérés comme un moyen d'action mécanique. Cette série de recherches a été poursuivie à l'Institut de Biologie physico-chimique, dans le laboratoire de M. Perrin en collaboration avec M. Marinesco.

Les dessins de ce travail ont été exécutés par M^{lle} Claire Escoube, à qui je suis heureux d'adresser ici mes remerciements sincères.

II. — ORIGINE DU MÉSENCHYME

a) *Mésenchyme sclérotomial.*

Les observations de **Laguesse** (1901) sur l'apparition des cellules du mésenchyme de l'embryon de Truite au stade K ont été faites sur la région caudale et se rapportent à des cellules qui proviennent de la face interne des myomères, c'est-à-dire de la région sclérotomiale.

Si l'on considère les autres régions du corps dans lesquelles se développe du mésenchyme, on constate aussitôt que les origines de celui-ci sont probablement diverses¹.

1. Sans parler du mésenchyme céphalique, dont on sait qu'il peut être compliqué par l'intervention d'éléments ectodermiques.

Swaen et Brachet (1899, p. 126 à 200) montrent que chez l'embryon de Truite, les sclérotomes sont constitués par la région inférieure des somites; cette région se trouve progressivement repoussée par le développement de la lame latérale et du canal excréteur; elle exécute alors un mouvement de rotation qui la replie en quelque sorte sur la face interne des myotomes; ultérieurement (embryons de 11 jours) les cellules du sclérotome perdent leur disposition épithéliale; elles sont « disposées sans ordre, lâchement unies entre elles, de formes très variées, se moulent sur les organes voisins et s'insinuent dans les espaces qui les séparent. Elles s'étendent ainsi, sous forme de travées cellulaires plus ou moins longues, entre le tube nerveux et le myotome, à la surface des masses intermédiaires, entre elles et le tube digestif et plus tard encore entre ce dernier d'une part, le conduit excréteur et les lames latérales d'autre part. Elles constituent l'origine du mésenchyme ».

Cependant, **Henneguy** (1888) a montré que, chez ce même embryon de Truite, des cellules se détachent des lames latérales pour former le mésenchyme sous-chordal. **Laguesse** (1890) constate que ce phénomène se répète à nouveau aux stades ultérieurs (K, L) et que l'épithélium péritonéal du coelome se modifiant rapidement au-dessus de l'intestin, libère des cellules qui émigrent et se confondent avec celles du mésenchyme intestinal; une partie au moins du mésenchyme du tronc est donc d'origine splanchnopleurale, comme le pense encore **Ziegler** (1887-88).

Si l'on considère maintenant la région caudale, on doit remarquer que, d'après **Swaen et Brachet** (1904), les lames latérales ne pénètrent pas dans la queue de l'embryon où le mésoblaste est seulement représenté par les somites et les parties immédiatement sous-jacentes, telles que les pièces intermédiaires constituant, chez l'embryon de Téléostéen, les lames vasculaires. L'aorte caudale et la veine sous-aortique se forment ainsi (1904, p. 518) aux dépens de la lame vasculaire, en même temps qu'une enveloppe épaisse et mésenchymateuse qui entoure la veine; une coupe transversale dans la région moyenne de la queue d'un embryon de Truite de 14 jours (*loc. cit.*, fig. 83, pl. XV; voir aussi **Brachet** :

Traité d'Embryologie des Vertébrés, p. 273) montre précisément un mésenchyme réticulé¹.

On peut donc admettre que chez l'embryon des Téléostéens les diverses masses de mésenchyme sont constituées par des cellules mésoblastiques dont l'origine peut être différente; les lames

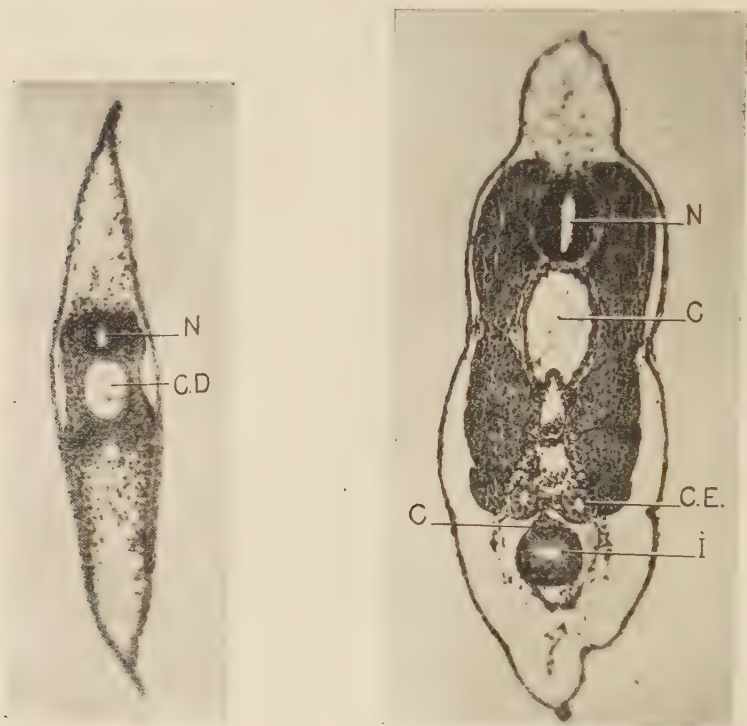


FIG. 1 et 2. — Deux coupes d'un embryon de *Salmo salar* (stade K).

FIG. 1. — Coupe passant par la région caudale. FIG. 2. — Coupe dans la région médiane du corps. Noter dans la figure 1 le réseau de mésenchyme dorsal et ventral; dans la figure 2 la cavité coelomique très réduite et limitée par la lame somatopleurale.

C, coelome; I, intestin; C. E., canal excréteur; C. D., corde dorsale. N. tube nerveux.

mésenchymateuses qui s'étendent entre la face interne des somites et les régions axiales de la chorde et du tube nerveux, dérivent du sclérotome; elles débordent par leur accroissement ultérieur au-

1. Chez *Leuciscus* les mêmes auteurs montrent à l'éclosion (*loc. cit.*, fig. 38, pl. XIV) une formation d'apparence mésenchymateuse, réticulée ou lacunaire, dont les espaces se transformeront en vaisseaux.

dessus du tube neural pour former une crête de mésenchyme dorsal, et au-dessous de la veine sous-aortique (qui sera la veine cardinale postérieure) pour former une crête de mésenchyme ventral. D'autre part, le mésenchyme péri-intestinal, comme les cordons de mésenchyme sous-chordal dérivent plus ou moins directement de la pièce intermédiaire et, comme on va le voir, des feuillettes de la lame latérale.

b) *Mésenchyme somatopleural.*

La région ventrale sous-intestinale de l'embryon de Truite, à mesure qu'elle s'isole de la vésicule vitelline, montre un réseau mésenchymateux tout à fait analogue en apparence à celui décrit par **Laguesse** dans la région caudale.

Ce réseau se développe à la face inférieure de l'intestin dans l'espace limité par le repli cutané qui s'étend depuis l'anus jusqu'au point où les différents feuillettes s'étalent sur la vésicule vitelline.

Une observation attentive indique que ce mésenchyme ventral diffère cependant du mésenchyme caudal ou dorsal par le fait que ses mailles, plus larges, sont appuyées sur une lame axiale (stade L); ce caractère apparaît nettement, si après fixation au formol, on arrache la peau de l'embryon; cette opération bien conduite laisse au côté dorsal comme au côté ventral une crête mésenchymateuse de laquelle sont arrachées seulement les cellules en contact direct avec le tégument. Sur de telles préparations colorées, le mésenchyme caudal apparaît comme un réseau présentant la même structure dans toute sa profondeur, tandis que le mésenchyme ventral sous-intestinal apparaît comme une formation réticulée peu épaisse en continuité avec une lame axiale qui peut être plissée sous l'action des réactifs et apparaître d'autant mieux de ce fait. Cette lame axiale est constituée par la somatopleure.

La série des coupes transversales d'un embryon de 10 millimètres au stade L montre clairement cette disposition (fig. 3, 7 et 8).

En arrière de l'anus, l'espace limité par le repli cutané ventral est occupé par un réseau lâche de cellules mésenchymateuses unies par de fins prolongements. Plus dense au voisinage immédiat de la veine cardinale postérieure médiane, ce mésenchyme s'insinue entre ce vaisseau et la face interne des myotomes avec laquelle il semble se confondre dans la région inférieure corres-

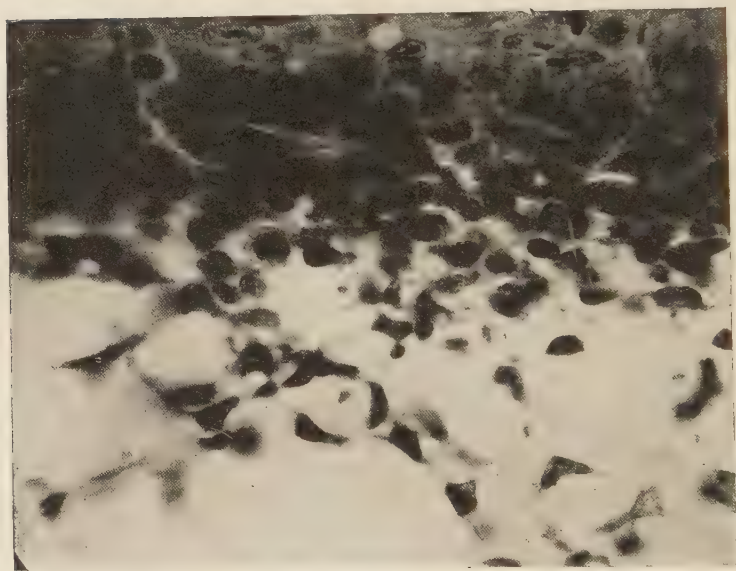
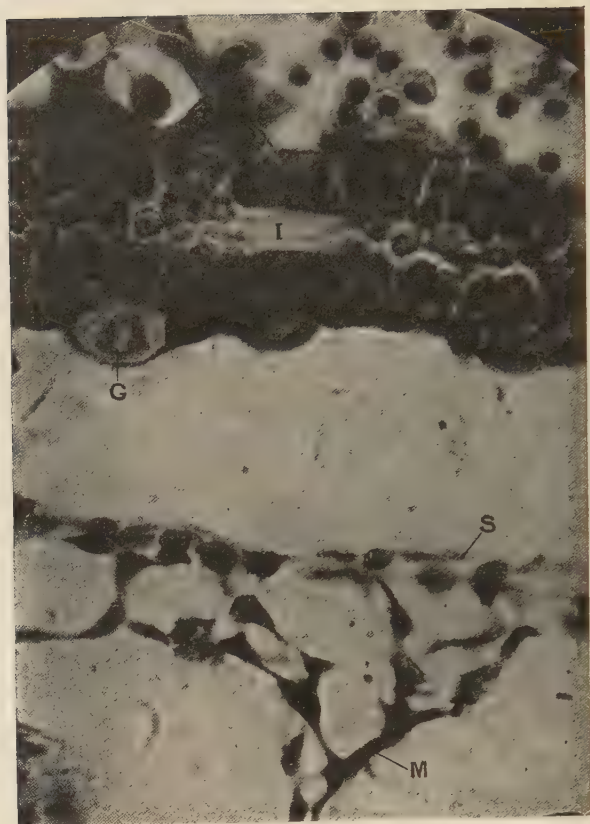


FIG. 3 et 4. — Deux aspects du mésenchyme ventral.
 En haut : Réseau sous-intestinal. — En bas : Réseau vers l'extrémité caudale.
 Noter la différence des deux réseaux. I, intestin; S, lame somatopleurale; G, cellules gé-
 nitales primitives; M, cellules du mésenchyme.

pendant au reste des sclérotomes. Au-dessus, il se confond avec le mésenchyme axial qui entoure l'aorte, la chorde, le tube neural et forme au-dessus de celui-ci un réseau lâche occupant l'espace limité par le repli cutané dorsal, réseau identique au réseau lâche ventral, quoique moins développé.

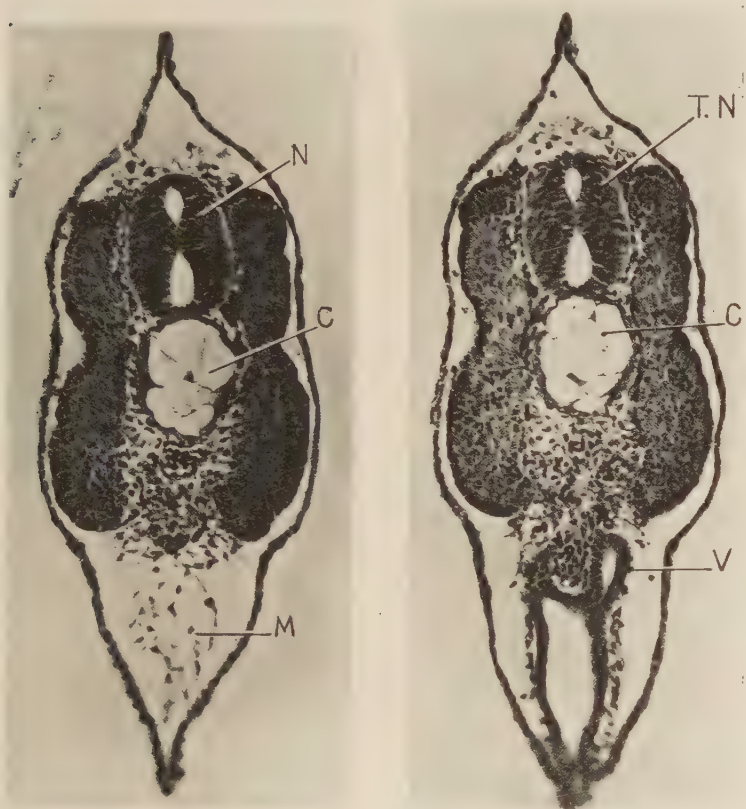


FIG. 5 et 6. — Deux coupes d'un embryon (Stade L) de *Trutta fario*.

FIG. 5. — Coupe passant par la région post-anale. FIG. 6. — Coupe passant par la vessie (mêmes lettres que pour les figures précédentes). V, vessie et jonction du canal excréteur avec la vessie.

Presque au niveau de l'anus, une coupe passant par l'ampoule terminale commune aux deux canaux excréteurs montre tout autour de celle-ci le même réseau mésenchymateux.

Une coupe transversale à travers la région intestinale montre

une disposition différente; les deux canaux excréteurs occupent, au-dessous de la veine cardinale médiane, tout l'espace qui sépare les extrémités inférieures des myotomes; ils sont entourés par le mésenchyme axial et par les replis de la splanchopleure qui entoure l'intestin et l'importante veine sous-intestinale d'un

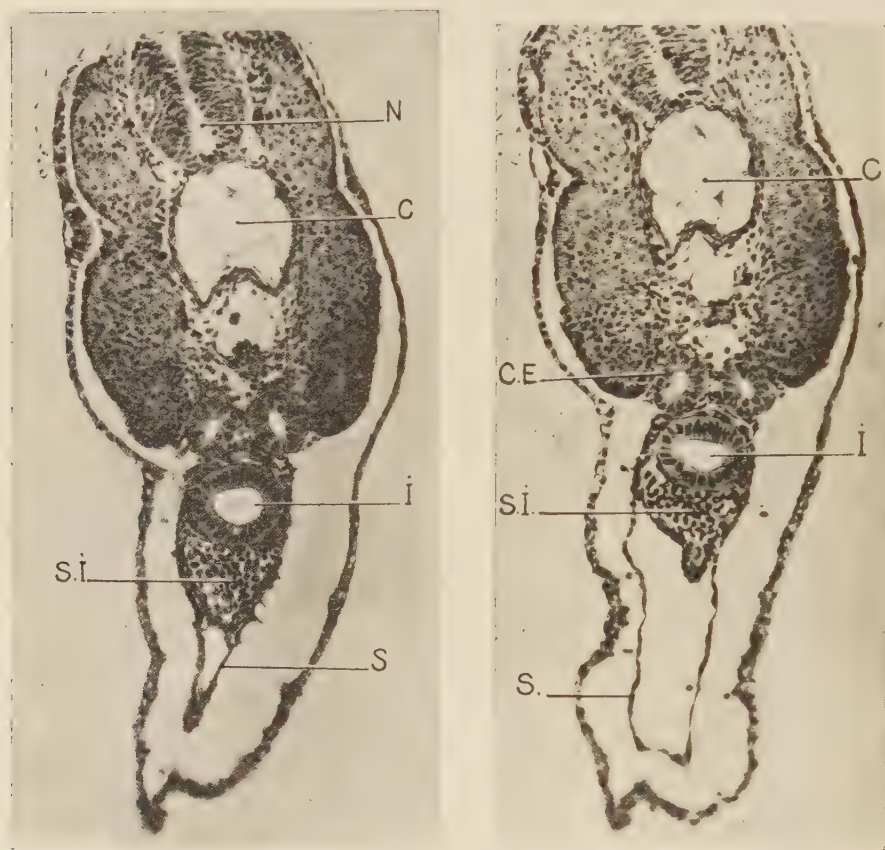


FIG. 7 et 8. — Même embryon que les figures 5 et 6; région ventrale antérieure; SI, veine sous-intestinale; S, somatopleure.

mésothélium continu. Près de l'extrémité anale, la somatopleure double étroitement la splanchopleure; un peu en avant, elle s'en sépare et constitue un repli d'autant plus large que l'on se rapproche du point où les différents feuillets enveloppent la vésicule vitelline. Dans toute cette région ventrale sous-intestinale on

constate que les cellules de la somatopleure se redressent de place en place perpendiculairement au plan de ce feuillet et à l'extérieur; leur multiplication donne naissance à de courtes travées dirigées vers le feuillet cutané et bientôt anastomosées les unes avec les autres en constituant un réseau mésenchymateux qui, intimement lié au mésothélium somatique dont il dérive, garde de cette origine et de cette connexion une architecture particulière.

En résumé, la lame transparente axiale sur laquelle se trouve appliqué ce réseau mésenchymateux sous-intestinal est un large repli de la somatopleure, et ce mésenchyme lui-même est de nature purement somatopleurale.

III. — MILIEU INTERCELLULAIRE

Le mésenchyme, quelle qu'en soit l'origine, se développe en occupant progressivement l'espace compris entre les replis cutanés d'une part et les ébauches des organes de l'autre. L'espace qui va être envahi paraît optiquement vide, c'est-à-dire sans structure apparente, et rempli par un liquide. Quelle est la nature de ce liquide? Contient-il des formations qui seraient indécélables à l'état vivant?

A. von Szily en 1904 constata à la base des cellules rangées en couche épithéliale, la présence de prolongements protoplasmiques constituant des ponts intercellulaires, une sorte de réseau formé par une substance fibrillaire, d'origine protoplasmique, mais acellulaire.

Il constate ces formations pendant le développement du cristallin du Poulet et chez l'embryon de Truite où elles relient différents feuillets embryonnaires séparés les uns des autres pendant l'hydratation progressive du jeune organisme.

Cette notion du réseau fibrillaire primitif a été développée principalement par **Studnicka**. Au cours de ses nombreuses recherches sur les embryons de Vertébrés il a décrit ces formations sous le nom de mésostroma. Cet auteur a discuté la réalité de cette structure acellulaire et admis le caractère non artificiel du mésostroma. Il le considère comme une sorte de charpente primitive d'origine protoplasmique qui est envahie secondairement et progressivement par des cellules du mésenchyme. Chez l'embryon de Poulet, **Meves**

et **Laguesse** peuvent également constater la présence de cette formation.

Dans les préparations histologiques d'embryons de Saumon (*Salmo salar*) et de Truite (*Trutta fario*) j'ai retrouvé sous le même aspect, décrit et figuré par **von Szily**, le réseau mésostromal. De fines fibrilles, allant de la couche ectodermique aux différentes parties de l'intérieur, donnent l'impression d'être produites par un étirement de prolongements cellulaires. Ces fibrilles restent visibles jusqu'à leur envahissement par des cellules du mésenchyme. Ces fibrilles se colorent en bleu pâle par l'hématéine de Carazzi, et en rose par l'éosine. Cependant, il n'est pas possible de déceler la présence de ces filaments sur un embryon observé *in vivo*; sous réserve que la finesse des filaments intercellulaires, tel qu'on les observe sur les coupes, rend leur observation très difficile, il n'y a pas de preuves que ces filaments préexistent à la fixation et à la réaction précipitante des réactifs.

Indépendamment de l'existence possible du mésostroma, le milieu intercellulaire semble présenter une certaine consistance qui justifie pleinement le terme employé par **Laguesse** (1901), de « gelée hyaline ». Quelle est cette substance? Quelles sont ses propriétés?

Au cours des dissections ou des opérations effectuées à l'aide des aiguilles du micromanipulateur, la substance intercellulaire se comporte comme si elle était liquide et dépourvue de structure; elle constitue un milieu dans lequel les substances solubles dans l'eau diffusent plus ou moins rapidement. Si on injecte dans la région caudo-ventrale une goutte d'une solution aqueuse d'un colorant vital, le bleu trypan par exemple, cette goutte diffuse presque immédiatement et la coloration initiale de la goutte injectée s'efface et disparaît en quelques minutes; si la concentration du colorant est plus forte, une teinte pâle et diffuse persiste dans toute l'étendue du mésenchyme ventral, et vingt-quatre heures après, les canaux excréteurs et la vessie montrent un précipité indiquant l'excrétion par le pronéphros du colorant en excès. Si, au lieu d'introduire une très petite quantité de liquide dans le mésenchyme, on en injecte une quantité beaucoup plus considérable, on constate que le liquide introduit forme autour de

la pointe de l'aiguille une sorte de « boule d'œdème » qui soulève la peau localement et ne disparaît que lentement. Le réseau cellulaire n'est déformé qu'à peine (nous reviendrons plus tard sur ce point) par cet afflux de liquide qui semble repousser une gelée déformable, mais consistante. La résistance à l'écoulement du liquide d'injection peut être suffisante pour que la boule d'œdème produite déprime et refoule la veine cardinale et l'aorte contre la corde dorsale et soulève nettement le bord épidermique ventral; si la pression est trop forte, la solution injectée peut fuser brusquement entre les myomères ou même dans la circulation, après rupture d'un vaisseau.

On ne constate pas la présence de courants de diffusion après l'injection de petites et même de fortes quantités de liquide colorés.

L'injection ménagée des réactifs fixateurs donne une précipitation localisée indiquant la présence de protides dans cette substance en quantité assez importante. Plusieurs fixateurs ont été employés, tels que Bouin, Zenker, sublimé. Le précipité finement floconneux qui se forme autour de la goutte introduite a toujours le même aspect. Il s'étend un peu, puis la diffusion s'arrête et l'embryon peut continuer à vivre plusieurs jours avec cette zone nécrotique limitée. Il est probable que la diffusion est arrêtée par la dénaturation et la précipitation des protides même.

Des substances analogues ont été signalées dans des tissus embryonnaires, soit au cours du développement comme, par exemple, au stade muqueux ou myxo-formatif décrit par **Ranvier** et par **Renaut** dans l'évolution normale du mésenchyme en général, soit dans certains espaces intertissulaires; telle est, par exemple, la « gelée cardiaque » décrite par **Davis** et par **Baitsell** chez l'embryon de Poulet.

On sait que ce type de substance embryonnaire est riche en muco-protéide. J'ai employé pour la déceler le mucicarmin de Mayer, surtout après la fixation au liquide de Bouin, combiné avec l'hémalun et le jaune métanil.

Sur les coupes, la réaction de la mucine est toujours positive et constante pour le coagulum qui occupe l'espace intertissulaire et intercellulaire.

Le mucicarmin colore ce coagulum en rouge (réaction de la

mucine) et fait apparaître un réseau irrégulier formant un lacs de fibrilles, de lames étalées, de granulations. Ce coagulum muqueux présente à peu près la même structure et la même densité dans toutes les parties de l'espace qu'il occupe ou dans toute son étendue. Cependant, dans la partie ventrale et particulièrement ventrale antérieure, il apparaît surtout comme un ensemble de filaments grêles, rayonnants entre l'intestin et le feuillet cutané.



FIG. 9. — Partie dorsale d'un embryon (stale H) coloré par le muci-carmin; on observe des coagulum, des fibres et sous l'épiderme une couche formant membrane basale. M, mésenchyme; TN, tube nerveux; E, épiderme.

La substance muqueuse intermédiaire paraît toujours se condenser au niveau de la surface de contact telle que le réseau de mésenchyme et différents organes entourés par le milieu interstitiel.

Chez des embryons de 7-15 millimètres par exemple (fig. 10) à qui on a arraché la peau d'un seul côté et qui ont été colorés *in toto* par l'hémalum et le muci-carmin puis montés au baume bien à plat, on voit tout autour des cellules du mésenchyme un fin précipité rose qui les enrobe ou semble parfois, tout au moins, adhérer à

leur surface. Sur des coupes, enfin, on voit sous l'épiderme, et en contact étroit avec lui, une couche colorable dont l'épaisseur varie avec l'âge. Chez les embryons jeunes, jusqu'au stade de 7-15 millimètres, on observe cette couche très mince, qui prend exactement l'aspect d'une basale fortement et électivement colorable par le mucicarmín. Chez des embryons plus âgés, elle s'amincit, s'atténue et se colore moins fortement mais on peut toujours constater sa présence. Cette couche mucoïde est si intimement liée à l'épiderme



FIG. 10. — Aspect du réseau de mésenchyme ventral après l'arrachement de la peau, préparation colorée *in toto*, par le mucicarmín et l'hémalum.

qu'elle le suit, même jusque dans les replis ventraux, formés par l'accolement de deux couches épidermiques (fig. 9).

L'origine de cette substance mucoïde est totalement inconnue, mais il paraît très peu probable qu'elle soit sécrétée par les cellules du mésenchyme. Son apparition est antérieure à celle des cellules du mésenchyme et elle n'augmente pas proportionnellement au nombre de celles-ci. Bien au contraire, on pourrait dire que plus le mésenchyme est développé, moins il y a de substance muqueuse.

Baitsell, dans un travail sur l'origine de la substance fondamentale du tissu conjonctif dit : « Chez les embryons du Poulet et chez les Amphibiens, le précurseur du tissu conjonctif est une substance fondamentale, transparente, gélatineuse et libre de

cellules. Cette substance fondamentale est une sécrétion des cellules de divers feuilletts primitifs et non, comme le croit **von Szily**, un syncytium sécrété par des cellules, une sorte d'exoplasma. » Peut-être est-il permis de préciser encore la supposition de **Bait-sell** en limitant la production de la substance mucoïde à l'épiderme au-dessous duquel on a l'agglomération la plus compacte.

Ajoutons toutefois que la substance fondamentale intercellulaire chez les embryons de Saumon et de Truite paraît être moins riche en mucine que certains tissus typiquement muqueux, tels que le mésenchyme qui enveloppe le testicule du fœtus des Mammifères (**Renaut**) ou le cordon ombilical de la Torpille (**Laguesse**, 1919).

Quelle que soit l'origine de cette substance, il est tout à fait évident qu'elle forme un milieu biologique important et que les cellules qui y baignent doivent y trouver un milieu de culture favorable. A vrai dire, il existe une ressemblance remarquable entre la poussée du rideau des cellules mésenchymateuses dans la région caudale de l'embryon du Saumon par exemple, et l'accroissement d'une culture *in vitro*.

J'ai recherché, dans ce milieu la présence du glycogène par la réaction de l'iode. Les coupes d'embryons fixés par le liquide de Carnoy ont été montées directement sans être déparaffinées sur la gomme iodo-iodurée. La présence du glycogène se révélait par la teinte acajou de certaines régions. Dans les stades les plus jeunes (6-7 mm.), le glycogène est abondant, non seulement dans la couche épidermique elle-même, mais aussi sous l'épiderme. Certaines cellules sont entourées de granulations de teinte acajou. Cette quantité de glycogène qui n'est pas grande dans les stades jeunes, diminue de plus en plus et chez un embryon de 10 millimètres par exemple on ne voit de place en place, que des régions faiblement colorées par l'iode¹.

L'étude des propriétés biologiques du milieu intercellulaire a été complétée par les mesure de rH et de pH effectuées par **Louis Rapkine** (**Fauré-Fremiet**, 1930); elle a montré que, à l'injection dans la région ventrale, des indicateurs de pH tels que le rouge de phénol ont donné 7,2-7,4. L'injection des indicateurs de rH a donné 19,5 à 20.

1. La réaction du glycogène est positive même chez des embryons de 10 millimètres dans l'intestin et dans les canaux excréteurs.

IV. — LES CELLULES FIXES DU MÉSENCHYME

a) *Formation du réseau mésenchymateux.*

Le réseau de cellules fixes du mésenchyme évolue d'une manière analogue chez tous les Vertébrés.

Maximoff et **Laguesse** chez les Mammifères, **Dantchakoff** chez le Poulet, ont décrit un réseau de cellules non différenciées, petites,

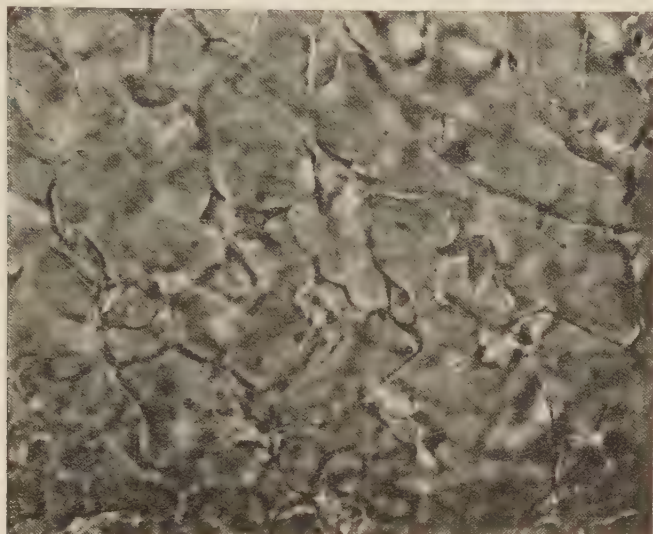


FIG. 11. — Microphotographie *in vivo* d'un réseau du mésenchyme dorsal. Noter les prolongements grêles des cellules.

étoilées ou fusiformes, se reliant par des anastomoses les unes aux autres. C'est à partir de ce réseau que se différencieront ensuite d'une part les éléments mobiles et d'autre part les éléments fixes du tissu conjonctif proprement dit. Le matériel étudié par **Maximoff**, **Laguesse** et **Dantchakoff** ne permet pas d'observer *in vivo* l'évolution de ce réseau. La transparence de la peau dans les jeunes stades a permis à **Laguesse**¹ de voir la constitution d'un réseau pareil dans la région caudale d'un embryon de Truite au stade **K** (6-8 mm.).

1. Citons aussi les recherches de **Stockard** chez *Fundulus*.

Cette description précise et exacte mérite d'être citée entièrement :

« L'épiderme commence seulement à se soulever, à s'écarter des

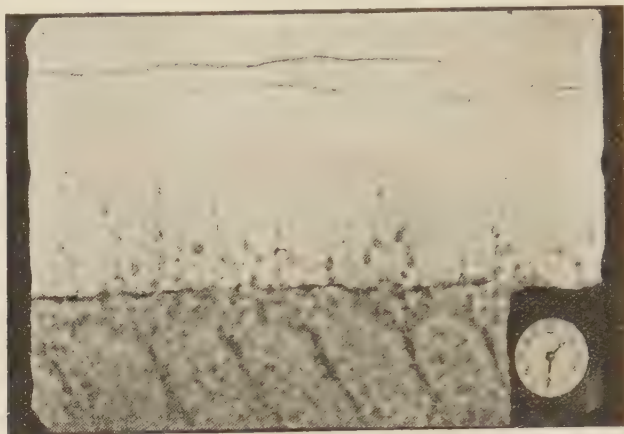


FIG. 12. — Stade initial du réseau du mésenchyme. Une partie de la région dorsale.

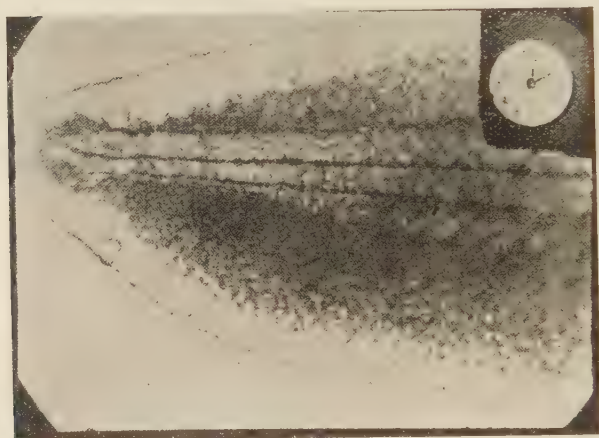


FIG. 13. — Région caudale.

FIG. 12 et 13. — Vue cinématographique *in vivo* du réseau de mésenchyme de *Sabino salar*.

myomères au bord dorsal et au bord ventral pour former l'expansion caudale. Dans l'espace libre, dans l'angle dièdre aigu ainsi constitué, on ne trouve alors qu'une substance amorphe, semi-fluide, une sorte de gelée hyaline. Pourtant, vers la base, au bord

même des myomères se montre une mince couche de cellules étoilées généralement anastomosées qui sont les premières cellules du mésenchyme de l'expansion. Ces cellules du mésenchyme de l'expansion, d'abord très peu abondantes, sont arrondies ou étoilées, très réfringentes, comme si elles et leurs prolongements étaient de verre filé. »

On voit dans ce réseau, d'une part, des cellules reliées et anastomosées entre elles par des prolongements grêles, d'autre part, des cellules du même type, mais libérées momentanément du réseau et pouvant renouer à nouveau leurs liens avec celui-ci. De telles cellules isolées se meuvent tantôt en se frayant une voie en pleine substance amorphe, tantôt en rampant sur la face profonde de l'épiderme. **Laguesse** décrit leurs mouvements lents, leurs prolongements parfois très fins, parfois, au contraire, renflés à leur extrémité. Il décrit « une sorte de court flagellum conique, effilé au bout, une sorte de filament pêcheur qui explore très lentement l'espace devant lui, se couchant tantôt dans un sens, tantôt dans un autre ». Les mouvements des prolongements observés *in vivo* et enregistrés par le micro-cinéma accéléré, semblent se dérouler selon un mode assez différent, sur lequel on reviendra un peu plus tard.

Le travail de **Laguesse** (1901) s'applique seulement au réseau de mésenchyme de la région caudale, région où le mésenchyme, comme on l'a montré plus haut, est d'origine sclérotomiale. Mais il existe une partie du mésenchyme d'origine somatopleurale et dans laquelle le réseau possède une architecture différente, les cellules elles-mêmes se distinguant des cellules du réseau caudal.

On étudiera la formation du réseau de mésenchyme en général, pour passer ensuite à l'étude des différences existant entre ces deux régions. Ces observations, qui complètent celles faites par **Laguesse** (1901) ont été principalement poursuivies à l'aide de la micro-cinématographie ainsi que par l'étude *in vivo* des embryons avec et sans la méthode des colorants vitaux.

Les deux réseaux de mésenchyme, au début de leur formation, se terminent par une crête dont les cimes sont formées des prolongements périphériques de cellules isolées plus ou moins nom-

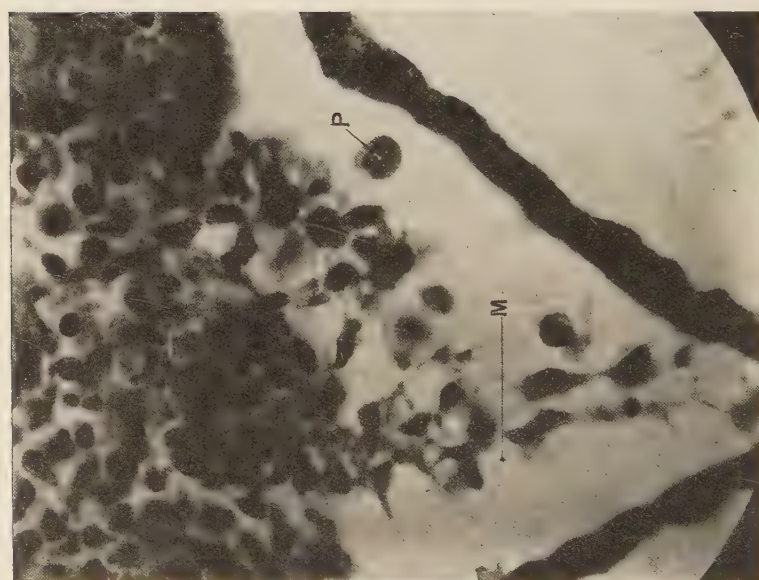
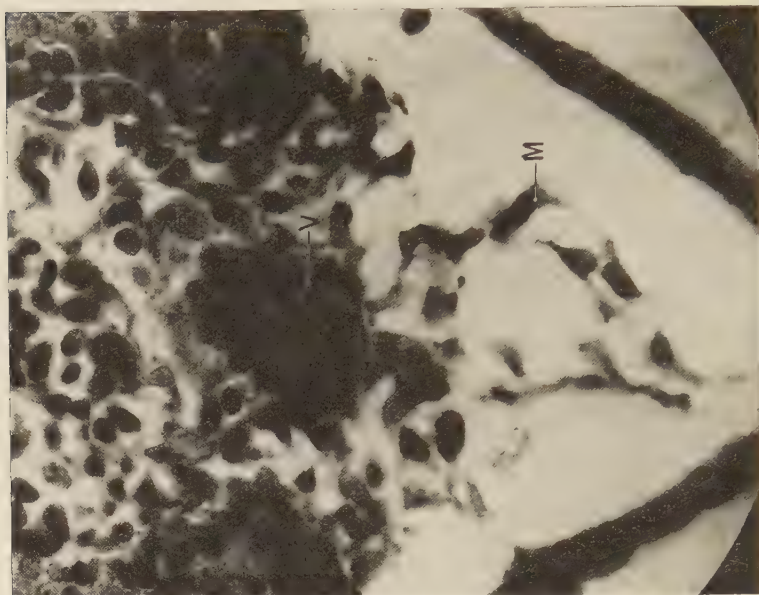


FIG. 14 et 15. — Deux coupes de la région ventrale de la Truite montrant l'aspect afférent du réseau de mésenchyme.

FIG. 14. — Région caudale, FIG. 15. — Région sous-intestinale.

P cellule libre à noyau polymorphe ; M cellule du mésenchyme.

breuses. **Laguesse** suppose que, au cours du développement, les mouvements des cellules sont de plus en plus lents et que le réseau devient de plus en plus rigide. Si certaines cellules isolées semblent se déplacer avec des mouvements sensibles, le mouvement du

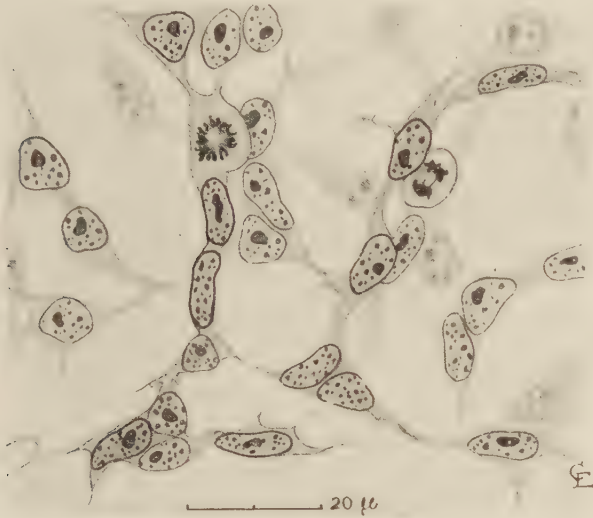


FIG. 16. — Réseau sous-intestinal. Formations rubanées.

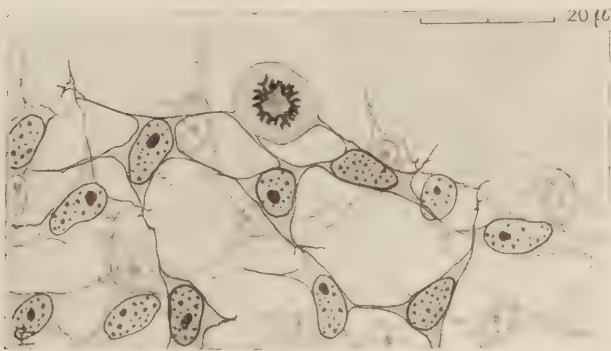


FIG. 17. — Réseau dorsal. Anastomoses par des prolongements grêles.

FIG. 16 et 17. — Deux aspects du mésenchyme chez le même embryon de Saumon.

réseau est presque imperceptible à l'observation directe. C'est que les déplacements propres d'une cellule isolée sont plus faciles à estimer par rapport à un repère quelconque que la formation complexe résultant de la somme des mouvements dans un ensemble

de cellules. En comparant, chez des embryons déjà avancés, les schémas pris à la chambre claire du mouvement d'un groupe de cellules du réseau et du mouvement d'un groupe de cellules microcinématographiées au stade K, on peut constater que la vitesse de ces divers mouvements reste continuellement du même ordre. On peut donc conclure que les mouvements et le changement de position lié à la déformabilité des cellules du mésenchyme restent

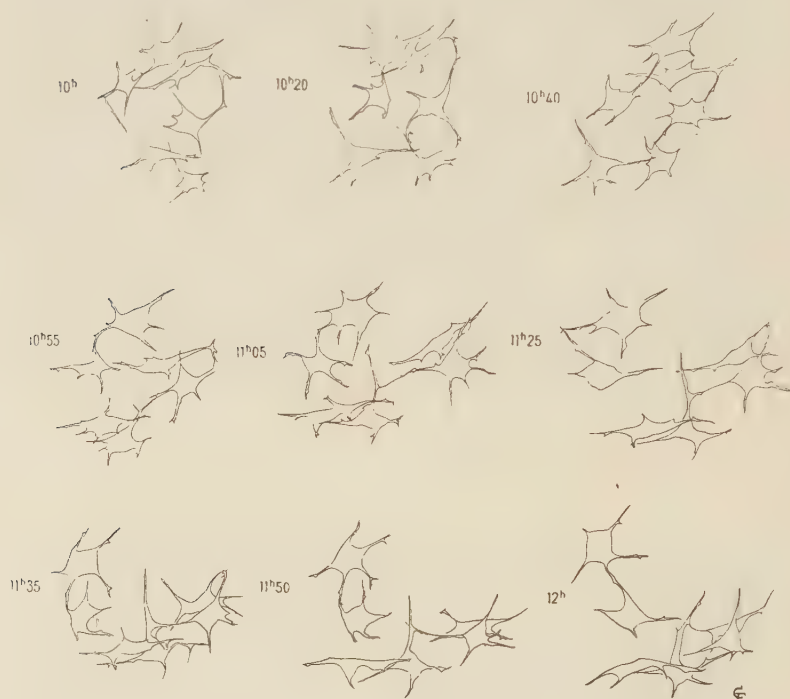


FIG. 18. — Déplacements d'un groupe de cellules fixes du réseau observées *in vivo* (tracés faits à la chambre claire) pendant deux heures.

de même nature quand celles-ci sont reliées les unes aux autres par des pseudopodes anastomosés, ou isolées dans la gelée intercellulaire. Cependant, une cellule détachée du réseau peut atteindre un support solide, tel que la surface interne de l'épiderme. Dans ce cas, les mouvements peuvent être plus rapides, les déformations plus accentuées et il est parfois difficile de reconnaître la cellule si peu mobile de tout à l'heure. Une comparaison¹ s'impose dans

1. Cette comparaison a déjà été faite par Baitsell en ce qui concerne le mésenchyme de l'embryon de Poulet.

ce cas, entre une culture de tissus dont les cellules progressent, grâce à leurs propriétés thigmotactiques, sur un réseau de fibrine préformé ou sur des interfaces divers et cette sorte de charpente cellulaire qui s'avance en envahissant la substance intermédiaire et dans laquelle les cellules n'ont d'autre point d'appui que leurs liaisons réciproques.

L'enregistrement cinématographique permet d'analyser les mouvements cellulaires; on peut voir, par exemple, une cellule typique du réseau de mésenchyme former et allonger devant elle un prolongement pseudopodique grêle, tandis qu'un autre prolongement, qui la relie aux cellules sous-jacentes, s'amincit et se sépare peu à peu du réseau. On voit l'anastomose de tels prolongements pseudopodiques au hasard de leurs rencontres, et la manière dont une cellule réintègre le réseau. Au cours du processus de division d'une cellule du mésenchyme, on peut saisir à l'état vivant les processus analogues par lesquels une des cellules filles d'abord isolée se relie au réseau des cellules fixes.

b) *Cellules fixes à l'état vivant.*

Une cellule du réseau de la région dorsale ou ventrale présente un aspect étoilé ou piriforme, à bords presque toujours nets et anguleux, avec des prolongements pseudopodiques coniques, rigides, grêles, souvent ramifiés; parfois la partie distale de la cellule possède un prolongement noduleux dont les renflements peuvent être les points de départ d'autres prolongements. Ces anastomoses qui s'établissent entre les cellules par leurs prolongements pseudopodiques sont presque toujours plus ou moins grêles et ce sont eux qui donnent aux cellules cet aspect si bien décrit par **Laguesse**, « en verre filé ». Ces anastomoses se nouent et se dénouent avec des mouvements à peine perceptibles mais constants, modifiant continuellement ainsi les liaisons intercellulaires.

Dans la région ventrale sous-intestinale, les cellules du mésenchyme diffèrent à la fois par leur forme et par leur mode d'association; les corps cellulaires, beaucoup moins découpés et moins individualisés présentent un aspect rubané; on observe souvent des bandes protoplasmiques polynucléées et ramifiées.

La différence existant entre les deux régions de mésenchyme

est marquée également dans l'architecture générale du réseau. Tandis que la crête du réseau dorsal et caudal est formée plutôt par les sommets de cellules isolées, ayant entre elles des échancrures peu profondes, le mésenchyme sous-intestinal présente un réseau à mailles plus larges, avec des découpures beaucoup plus profondes.

J'ai pu observer la division d'une cellule fixe du réseau, dans une culture *in vitro*. Le processus atteint une durée de 1 h. 45,

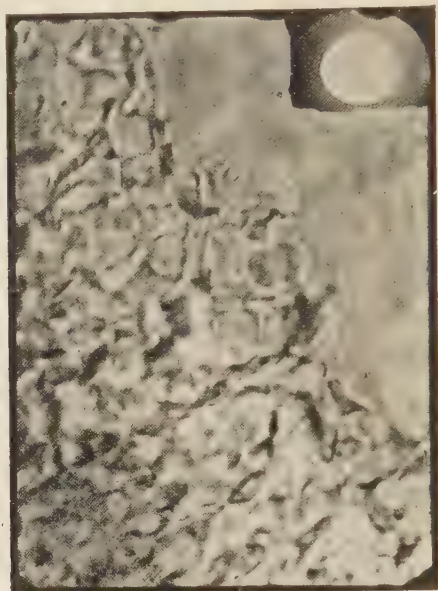


FIG. 19. — Vue microcinématographique du mésenchyme avec une cellule fixe en voie de division.

à la température de la chambre (16° C.) jusqu'à la séparation complète de deux cellules filles. Sur les figures on peut voir comment la cellule, avant d'entrer en division, s'arrondit, s'isole du réseau, conservant cependant, malgré son arrondissement des prolongements de plus en plus ramassés. A la métaphase, on constate encore la présence des prolongements qui se ramassent de plus en plus en même temps que l'on distingue la plaque équatoriale. Un col de séparation apparaît vers la quarante-cinquième minute. A ce moment, outre de rares prolongements grêles, apparaissent de larges lobulations pseudopodiques, dont le nombre va en aug-

mentant de plus en plus. Puis les longs prolongements disparaissent totalement et les deux cellules sont recouvertes entièrement de protubérances pseudopodiques, changeant continuellement de forme. C'est à cet instant que ces cellules vont ressembler aux cellules fixes transformées par une action mécanique brusque, cellules dont on parlera en détail un peu plus loin. Les mouvements de ces pseudopodes vont en s'accroissant et, vers la cent-dixième minute, la séparation est faite. Les cellules conservent encore longtemps cet état lobulaire, état apparemment d'excitation; puis,

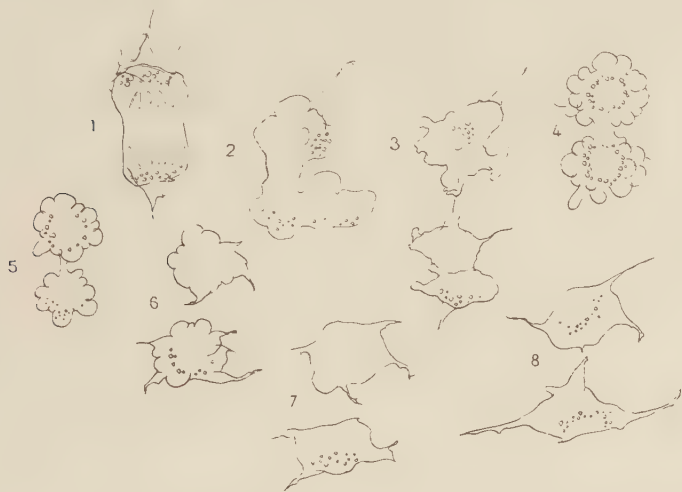


FIG. 20. — Stades successifs de la division d'une cellule fixe du mésenchyme de *Salmo salar*. Noter de 4-6 la formation des lobopodes. Culture *in vitro*.

elles reviennent lentement au type de cellules stables. Des pseudopodes grêles apparaissent peu à peu dont les prolongements relient bientôt la cellule au réseau.

c) Structure des cellules fixes.

Observée sur coupes, la cellule fixe du mésenchyme d'un embryon de Salmonide présente des caractères qui la relient à la cellule du mésenchyme des Vertébrés supérieurs. D'une forme et de dimensions très variables allant du type étoilé et ramifié au type fusiforme, elle se caractérise surtout par sa structure interne. Son noyau occupe presque toute la cellule et ne laisse qu'une très étroite bande de

protoplasma finement réticulé et légèrement basophile. Les cellules de la région sous-intestinale ne se distinguent que par un aspect rubané et plus allongé. D'autre part, on ne rencontre presque jamais dans la région ventrale de cellules étoilées; elles sont toujours plus ou moins fusiformes.

Mais si la forme extérieure des cellules peut varier avec les régions, le noyau a toujours la même forme arrondie et légèrement ovale, présentant souvent une incision qui lui donne un caractère réniforme; le noyau contient de nombreux grains de chromatine de différentes grandeurs qui entourent un grand nucléole placé presque toujours au centre de la cellule.

Les dimensions des cellules varient entre 10-15 μ . On rencontre dans la région ventrale sous-intestinale beaucoup plus de cellules d'ordre 15 μ que dans la région dorsale et ventrale-caudale. Ces mesures ont été faites comparativement sur les deux régions chez plusieurs embryons.

Les colorations vitales par le vert janus font apparaître des mitochondries en bâtonnets, dispersées dans les corps cellulaires, souvent aussi dans les prolongements grêles. Ces mitochondries présentent une disposition tout à fait analogue à celle décrite par **Meves** (1908) chez l'embryon de Poulet. Quelques granulations, massées autour du noyau ne se modifient pas au cours d'une coloration vitale. Si l'on colore la cellule par le rouge neutre et le bleu de crésyl brillant on constate que le vacuome se colore en rose jaunâtre ou en bleu violacé.

d) *Propriétés physiques des cellules fixes.*

Nous avons déjà dit plus haut, que pendant l'injection ménagée de liquide coloré, on peut observer une certaine élasticité du réseau du mésenchyme. Si, au lieu d'injecter de l'eau, on injecte un liquide ayant une plus grande viscosité (de l'huile de vaseline, p. ex.), les cellules du réseau, refoulées tout d'abord par la pression liquide, se déforment bientôt, s'étirent, tout en restant liées au réseau par leurs prolongements grêles. Une pression trop forte peut provoquer la destruction plus ou moins partielle du réseau. Mais si la pression est ménagée, les cellules revenant à leur état primitif, fragmentent en quelque sorte le liquide visqueux. Ce

retour à l'état primitif indique une élasticité, qui, liée à l'état rigide de la cellule, mérite d'être étudiée, surtout par rapport aux curieux phénomènes observés par **Fauré-Fremiet** chez l'embryon de Truite, après arrachement de la peau, et après les travaux de **Peterfi**, **Olivo** et **v. Mollendorff** sur la traumatISATION de la cellule.

L'effet des actions mécaniques peut être étudié de diverses manières.

En introduisant, avec précaution, deux aiguilles à micromanipulation (micromanipulateur de **Chambers**) l'une près de l'autre dans le réseau mésenchymateux, on peut exercer une légère trac-

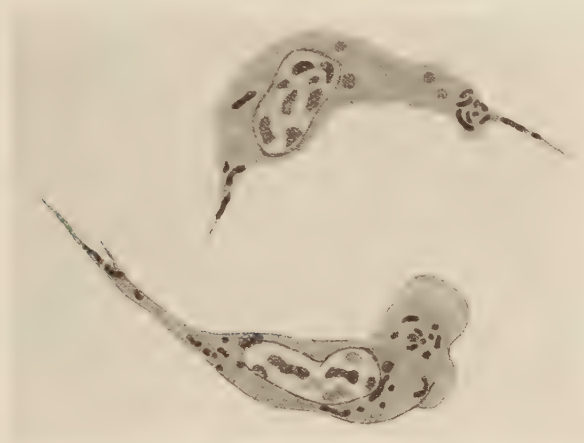


FIG. 21. — Deux cellules du réseau mésenchymateux coloré *in vivo* par le vert janus et montrant des mitochondries.

tion latérale sur celui-ci et provoquer une déformation temporaire, que l'élasticité du système fait disparaître si l'on cesse la traction ménagée¹. Si la traction est trop forte, quelques cellules peuvent devenir libres, par rupture de leurs anastomoses. Une lésion directe provoque une cytolyse. **Peterfi et Olivo** piquant un fibroblaste d'une culture de tissu, provoquaient d'abord son changement d'état, puis sa cytolyse, si la piqûre était trop profonde². On peut expliquer le changement de forme par un changement d'état des colloïdes protoplasmiques, phénomène analogue à celui observé

1. L'étirement du réseau ne détermine aucun effet de biréfringence.

2. Ces auteurs expliquent la cytolyse par la libération de substances cytolisantes contenues dans le noyau.

et décrit par **Freunlich** sous le nom de tixotropie. Un phénomène semblable a été observé et décrit par **Fauré-Fremiet**.

Si à un embryon immobilisé par une anesthésie au chlorétone, on arrache soigneusement la peau à l'aide d'un couteau à cataracte (couteau de Gräfe) on peut constater que l'action mécanique brutale a libéré un grand nombre de cellules du mésenchyme, brisant les liens qui existaient entre elles. Les cellules s'arrondissent immédiatement, puis commencent à émettre de petits pseudopodes lobés très mobiles; les caractères des mouvements assez rapides de ces pseudopodes, qui changent constamment de forme et de nombre, sont

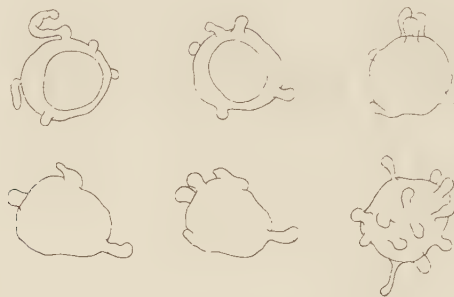


FIG. 22. — Transformation d'une cellule fixe séparée du réseau par l'arrachement de la peau.

Noter la ressemblance avec les stades 4-6 de la figure 20.

bien différents de ceux des cellules mobiles. A un moment donné, toute la cellule paraît être recouverte par ces protubérances et présente un aspect analogue à celui d'une cellule fixe du mésenchyme en division. Le retour progressif à l'état initial, fusiforme ou multipolaire, et la reconstitution du réseau s'effectue lentement. Sa durée est selon **Fauré-Fremiet** égale à peu près à deux heures et ne diffère pas beaucoup du temps de réintégration d'une cellule du mésenchyme après mitose, dans le réseau¹.

Plusieurs travaux ont étudié les effets biologiques des ultra-sons. Les appareils permettant d'observer cette action sous le microscope ont été décrits par **Harvey et Loomis** (1928) et d'autres auteurs. Il

1. L'étude de ces phénomènes a été en partie l'objet d'une communication au Congrès des Anatomistes; Étude microcinématographique du mésenchyme des Salmonides. (Présentation d'un film cinématographique), par M. L. François-Franck, Back et Fauré-Fremiet, Nancy, 1932 (*sous presse*).

ne rentre pas dans le cadre de ce travail d'étudier l'action biologique générale des ultra-sons; ils ont simplement été considérés au point de vue de leurs effets mécaniques. Il s'agit d'observer l'action des ultra-sons produits par un quartz piezo-électrique sur le réseau du mésenchyme.

On se bornera seulement à décrire l'appareil dans sa partie physique : une pièce de quartz piezo-électrique d'une épaisseur de 3,5 mm. donnant 800 000 cycles (vibrations) par seconde, sous une puissance de 400 kilowatts, est placée sur une plaque d'ébonite et mise en connexion avec un dispositif de haute fréquence; la plaque d'ébonite est placée sur la platine du microscope.

Un embryon est placé sur le quartz et enrobé dans une goutte de plasma, qui, coagulée, l'immobilise; on ajoute une goutte de liquide physiologique et l'on recouvre le tout d'une lamelle.

Dans de telles conditions, les ondes ultra-sonores agissent à travers le matelas formé par le plasma et la peau et ne provoquent pas les courants violents dont l'action s'ajoute d'habitude, dans une goutte liquide, à l'action des ultra-sons eux-mêmes. Au bout de deux à trois minutes d'action, le réseau de cellules est disloqué, les liaisons intercellulaires sont rompues et les cellules s'arrondissent et s'isolent par un processus comparable à celui observé après l'arrachement de la peau. Il est malheureusement impossible de savoir, pour l'instant, s'il existe une réversibilité analogue à celle observée dans le cas précédent.

La réaction semblable des cellules dans ces deux cas si différents par l'action mécanique exercée, permet de supposer que, quelle que soit cette action mécanique, une cellule du mésenchyme une fois atteinte et non lésée, elle réagit toujours de la même manière.

V. — LES CELLULES LIBRES

a) *Apparition et répartition des cellules libres.*

Presque tout de suite après l'apparition de la crête des cellules du mésenchyme, c'est-à-dire vers la fin du stade K, une nouvelle catégorie de cellules apparaît dans le réseau. Jusqu'alors, la faculté de se déplacer hors du réseau appartenait aux cellules qui s'en trouvaient temporairement isolées; le nouveau type cellulaire

montre des propriétés tout à fait différentes. Leur indépendance complète du réseau, les mouvements très rapides, d'aspect généralement amiboïde, le caractère de leurs prolongements, leur forme plus labile et plus déformable, indiquent une espèce cellulaire différente; je désignerai ces cellules sous le nom de *cellules libres* du mésenchyme, par opposition aux cellules fixes du réseau.

Le nombre de ces cellules est peu élevé, mais on les retrouve dans toute la région du mésenchyme. Dans la région ventrale sous-intestinale, ces cellules sont beaucoup plus nombreuses que dans la région dorsale et ventrale-caudale. Ces calculs, évidemment très approchés, ont été faits de la manière suivante : les cellules libres ont été comptées dans une région entière, par exemple ventrale sous-intestinale, puis on compte les cellules du réseau sur une petite surface limitée et l'on calcule d'après ce chiffre leur nombre total dans la région entière; on a ainsi un rapport approximatif du nombre des cellules libres au nombre des cellules fixes. Sur des coupes histologiques, on constate, autant qu'on peut en juger, que les cellules libres sont plus fréquentes dans les régions latérales et ventrales, que dans la région dorsale.

b) *Forme et mouvements.*

A l'état vivant, la masse protoplasmique présente un aspect finement granuleux, que l'on n'observe pas dans la cellule réticulée. A l'intérieur de la masse protoplasmique, on peut voir le noyau sous l'apparence d'un espace clair de forme irrégulière. Parfois, près du noyau s'étend une zone claire, non granuleuse, qui correspond probablement à une sphère attractive.

Les déplacements actifs de la cellule libre sont assez rapides pour pouvoir être appréciés à l'observation directe, surtout par rapport au réseau fixe. La reproduction accélérée du mouvement, grâce à la projection cinématographique, permet d'analyser la formation des processus pseudopodiques. Ces pseudopodes ne sont jamais des filaments grêles, analogues à ceux qu'émettent les cellules rameuses du mésenchyme. Ce sont le plus souvent des lobopodes typiques, se formant et se rétractant sur toute la surface de la cellule mobile, sans qu'il y ait une région privilégiée. La cellule

en mouvement est généralement allongée, parfois même lobulée ou plus ou moins découpée; toute la masse de granuloplasma participe à la formation des lobopodes. Cette cellule typiquement amiboïde, peut présenter d'autres aspects. Quelquefois, un aspect quelque peu différent et moins typique peut se trouver : c'est lorsque la cellule présente à la fois des lobopodes et des pseudopodes lamellaires hyalins, plus ou moins plissés et contournés. Ces formations lamellaires montrent de lents mouvements de flexion et sont en continuelle transformation. L'aspect de ces cellules se rapproche beaucoup de celui des cellules *clasmatoctiformes* qui ont été si fréquemment décrites dans les cultures de tissus embryonnaires et pathologiques.

D'autre part, on peut observer des cellules libres allongées ou arrondies qui ne possèdent que des pseudopodes lamellaires et ont l'aspect d'un « choanoleucocyte », si caractéristique de la cellule histiocyte-macrophage.

On a injecté, à l'aide du micromanipulateur de Chambers, des colorants vitaux acides (bleu trypan, carmin lithiné) et des suspensions (encre de Chine, huile de vaseline) dans diverses régions du mésenchyme, afin d'observer si ces cellules possèdent les caractères de la cellule macrophage. Avec les colorants acides et les suspensions (encre de Chine), on a pu observer, dans quelques-unes des cellules mobiles, l'apparition de vacuoles présentant une teinte pâle et diffuse, mais on n'a jamais constaté l'accumulation de grains de colorant précipités si caractéristique du phénomène de colloïdopexie. Ces cellules ne présentent également aucune réaction thigmotropique à l'égard des gouttes d'huile de vaseline. L'observation prolongée des embryons vivants injectés d'huile de vaseline, montre que les cellules mobiles, qui, au hasard de leurs mouvements, viennent au contact de ces gouttelettes, ne s'étalent jamais à leur surface. D'autre part, les inclusions d'huile de vaseline dans l'embryon vivant ont pu y demeurer huit à dix jours sans être le siège d'aucun processus d'enkystement par les cellules fixes ou les cellules mobiles¹.

1. Chez les embryons des Batraciens **Clarck** a observé la même absence de réaction thigmotactique des cellules du mésenchyme à l'égard des inclusions de l'huile de vaseline.

c) *Structure des cellules libres.*

Il est facile de mettre en évidence le chondriome de la cellule amiboïde au moyen des colorations vitales ou du vert janus; le chondriome est constitué par des mitochondries granuleuses qui sont distribuées inégalement dans toute la masse protoplasmique. Les colorations vitales au rouge neutre et au bleu de crésyl brillant font apparaître un vacuome plus ou moins développé. Le rouge neutre colore ces vacuoles en rose pâle tandis que le bleu de crésyl vire et leur donne une teinte violacée. Dans l'un et l'autre cas, la coloration est nettement élective et les

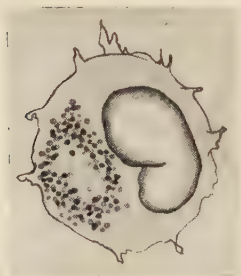


FIG. 23 et 24. — Deux cellules libres du type clasmatocytiforme colorées *in vivo* par le vert janus et le rouge neutre.

hétérogénéités qui communiquent au cytoplasma l'aspect finement granuleux indiqué plus haut ne sont jamais soulignées par les colorations vitales. Bien que les éléments du vacuome puissent être distribués irrégulièrement dans toute la masse protoplasmique, ils peuvent parfois former un amas globulé généralement situé contre le noyau.

Le vacuome paraît notablement plus développé chez les cellules libres que chez les cellules fixes du mésenchyme, si bien qu'après coloration vitale, les cellules libres apparaissent, pendant un moment tout au moins, nettement plus colorées que celles du réseau.

Après fixation et coloration par l'hémalum-éosine, ou l'éosine-

azur, les cellules mobiles apparaissent toujours plus ou moins acidophiles; le cytoplasma finement granuleux retient l'éosine d'une manière diffuse sans que les granulations apparaissent spécifiquement colorées. Le noyau des cellules amiboïdes est fortement colorable, et la chromatine se présente sous forme de petites mottes isolées mais réunies les unes aux autres par un fin réticulum. La forme générale du noyau est presque toujours compliquée par des incisures, des plissements et des lobulations qui donnent à ce noyau un polymorphisme assez caractéristique. Il existe toujours un nucléole.

Les cellules libres se multiplient par mitoses; cependant, on peut observer quelques cellules qui se rattachent certainement à cette même catégorie, mais s'en distinguent par leur forme presque toujours arrondie et par leur taille qui peut atteindre 20μ de diamètre. Les noyaux de ces cellules géantes sont pour la plupart extrêmement lobulés et découpés; l'aspect du cytoplasme de ces cellules les révèle plus éosinophiles et plus granuleuses que les autres cellules libres. Leur aspect rappelle les mégacaryocytes, cellules que l'on ne rencontre que chez les Mammifères.

d) *L'origine des cellules libres.*

Les cellules libres apparaissent aux stades K et L et diffèrent des cellules fixes non seulement par le caractère de leurs mouvements mais aussi par l'acidophilie du cytoplasme, le développement plus considérable du vacuome et la structure polymorphe de leurs noyaux. Il est très probable comme l'admettait déjà **Laguesse** que les cellules libres se différencient du réseau de mésenchyme indifférencié. Mais, malgré les nombreuses observations faites à l'état vivant par **Laguesse** et reprises ici même par l'auteur, la transformation directe d'une cellule réticulée en cellule amiboïde n'a jamais pu être observée. D'ailleurs, l'interprétation d'une telle observation serait toujours délicate. La fig. 27 montre une série de croquis faits en un point de la région caudale; on voit en I une cellule fusiforme présentant quelques lamelles hyalines typiques. Cette cellule, en quinze à vingt minutes se sépare du réticulum fixe; mais les aspects successifs observés n'excluent pas la possibilité que les premiers stades de l'observa-

tion se rapportent, non pas à une cellule fixe se libérant, mais à une cellule déjà mobile glissant sur la surface du réseau mésenchymateux sans présenter avec lui aucune réelle continuité.

La comparaison entre cellules fixes et cellules mobiles montre, toutefois, surtout quand on examine des coupes, qu'il existe, en quelque sorte, une série d'intermédiaires entre ces deux espèces cellulaires. C'est ainsi que de nombreuses cellules ramifiées du mésenchyme montrent souvent un noyau déjà incurvé et que le cytoplasma de quelques cellules fixes se montre plus colorable par l'éosine. Si on compare le mésenchyme des embryons des Vertébrés

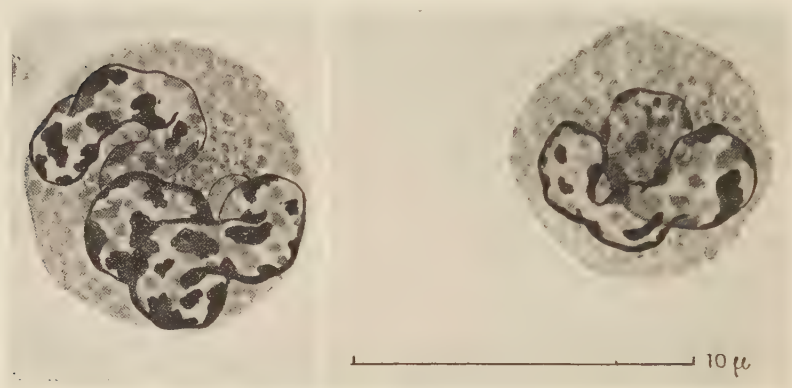


FIG. 25 et 26. — Deux cellules libres à noyau polymorphe de la Truite (hémalum-éosine).

supérieurs étudiés surtout par **Maximoff**, **Dantchakoff**, et **Laguesse**, il faut considérer non seulement les différences de structure, et d'évolution, mais encore certaines différences dans la nature même du mésenchyme avec celle de Téléostéens.

Examinons d'abord le cas du Poulet étudié par **Dantchakoff**. Dès l'apparition des cellules libres dans le réseau du mésenchyme, c'est-à-dire vers la fin de la quatrième et le commencement de la cinquième journée, apparaissent deux types de cellules libres : d'une part les cellules lymphocitoïdes, d'autre part les cellules histiocytes. Les premières se différencient surtout à partir des cellules endothéliales des vaisseaux, mais aussi, surtout au commencement, à partir du réseau du mésenchyme.

Par leur grandeur (10μ), leurs pseudopodes arrondis, ces cellules

se distinguent nettement dans le réseau. Leur protoplasma est basophile, très foncé après la coloration azur-éosine; le noyau est gros, rond et souvent déprimé par une sphère.

Les cellules histiotopes se forment seulement à partir du mésenchyme; leur protoplasma est beaucoup plus clair mais n'est pas acidophile; leurs pseudopodes sont plus aigus.

De même, chez les Mammifères (Lapin, Chien, Chat, Rat) **Maximoff**, décrivant l'apparition de cellules libres, trouve non seulement la lignée lymphocytoïde mais encore des cellules moins basophiles avec un noyau plus petit et très souvent irrégulier. Ces



FIG. 27. — Tracés montrant les mouvements successifs d'une cellule du mésenchyme, qui semble se libérer du réseau en formant des pseudopodes lamellaires (l'observation a duré 15-20 min.).

deux types de cellules se distingueront davantage plus tard et bientôt le protoplasma de ces cellules acquerra une structure finement réticulée et deviendra même légèrement rougeâtre.

D'après la description des cellules libres des Salmonides qui a été donnée plus haut on peut voir qu'elles ne peuvent être classées ni parmi les lymphocytoïdes, ni parmi les histiocytes des Vertébrés supérieurs. Leur colorabilité nettement éosinophile, le caractère de leurs granulations, l'absence de fonction colloïdopexique tout permet de croire qu'on a affaire à un type cellulaire spécial aux Salmonides et probablement aux Téléostéens.

Cependant, la possibilité d'une origine extérieure au mésenchyme ne doit pas être écartée sans examen, mais, si l'on envisage par exemple, le cas d'une origine sanguine on remarque que, au stade où apparaissent les cellules amiboïdes du mésenchyme, le sang renferme uniquement des hématies primitives à cytoplasma nettement basophile.

e) *Cellules pigmentaires.*

Le mésenchyme des Téléostéens renferme deux catégories de cellules pigmentaires, les mélanophores et les xanthophores, qui se développent progressivement (**Murisier**, **Becher**, etc.). La transformation des cellules mésenchymateuses fixes en cellules mobiles du type pigmentaire a pu être observée directement dans le cas des xanthophores.

Presque tous les auteurs admettent maintenant que la formation des cellules pigmentaires se fait à partir du mésenchyme indifférencié; il s'agit ici de savoir si tout le mésenchyme est doué de cette potentialité ou si ce n'est qu'une région bien déterminée de sa masse, comme le croit **Winter**, notamment pour la partie dorsale du mésenchyme et la migration des cellules pigmentaires; **Murisier**, dans son travail sur le pigment mélanique de la Truite, n'admet pas la migration et croit à une différenciation sur place. **Becher** (1929) considère la formation des xanthophores à partir des cellules fixes du mésenchyme (chez le Corégone) et admet leur migration.

Dans plusieurs cultures de tissus d'embryons de 8 à 10 millimètres, du Saumon (*Salmo salar*), on a pu constater la formation et la migration de cellules pigmentaires à partir du mésenchyme indifférencié. Les cellules en voie de différenciation ne différaient des autres cellules du mésenchyme, que par la présence de quelques granulations jaune clair, situées à côté du noyau. Peu à peu les granulations devenaient plus visibles mais les mouvements ne se ralentissaient pas. C'est à ce stade qu'on a pu suivre la division mitotique d'une pareille cellule, division du type ordinaire; les granulations jaunes se sont partagées entre les deux cellules filles; l'accumulation du pigment se poursuit et l'on rencontre de plus en plus nombreuses cellules pigmentaires; leurs connexions avec

les cellules fixes voisines se rompent et, bientôt, ces cellules se libèrent définitivement.

Sur la figure 28 on peut voir une telle cellule avec ses prolongements grêles caractéristiques de la cellule mésenchymateuse et son large lobopode qui la rattache au réseau et s'amincira pour la libérer. Les granulations jaunes sont accumulées dans la région périphérique de la cellule, à côté du noyau qui a une forme irrégulière en fer à cheval. Les granulations pigmentaires sont lentement déplacées par les courants protoplasmiques. Peu à peu, la cellule mobile perd sa mobilité, devient rigide, plus colorée, et présente, à ce moment, l'aspect d'un xanthophore typique.



FIG. 28. — Cellule pigmentaire (xanthophore) rattachée au réseau par l'extrémité large. Accumulation de grains de pigments autour du noyau.

VI. — APPARITION DU COLLAGÈNE

L'étude du mésenchyme est limitée dans le temps par l'évolution même de ce tissu. Avec l'âge, il se transforme en tissu conjonctif qui réalise et acquiert une structure et des propriétés nouvelles. Ce tissu conjonctif modelé est caractérisé non seulement par la différenciation définitive des cellules issues du mésenchyme mais encore par l'organisation de la substance collagène.

Dans les embryons jeunes (de 3-10 mm.) fixés au liquide de Bouin, Zenker ou au formol, et après la coloration de Mallory modifiée par Heidenhein (Azanfärbung) on voit apparaître colorées en bleu deux sortes de structures : la gaine de la chorde dorsale et un système sous-épidermique, qui est constitué d'une membrane et d'une série de formations en baguettes se trouvant en dessous de cette dernière et disposées obliquement à l'axe du corps.

Si la formation de la gaine chordale est bien connue, ce complexe sous-épidermique ne semble pas avoir été décrit en détail.

La membrane continue, d'une égale épaisseur dans toute son étendue sous la couche sous-épidermique, en formant une sorte de

membrane basale qui se poursuit même jusqu'à la crête dorsale, entre deux lames d'épiderme accolées.

Cette couche bleue occupe la même position que la couche basale colorable par le muci-carmin dont nous avons signalé l'existence plus haut.

Une formation analogue a été observée par **Harrison** dans le

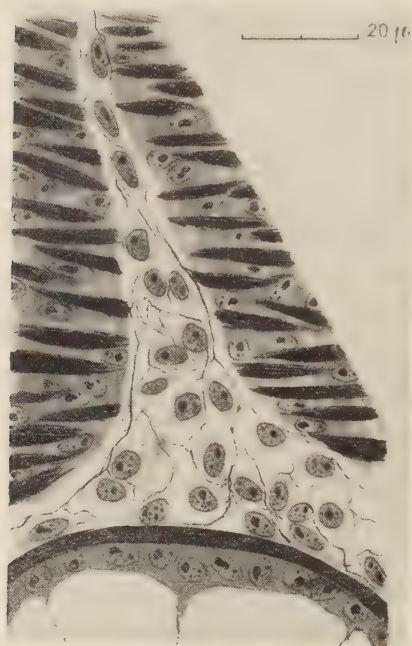


FIG. 29. — Coupe transversale de la région dorsale d'un embryon de Saumon au stade K. Noter la gaine de la corde dorsale et les fibres collagènes accompagnant le mésenchyme réticulé entre les masses musculaires (Azan).

Balancier de la larve d'Axolotl, où elle présente un développement important et particulier. Cette couche, qu'il considère comme formée dans le mésenchyme, quoiqu'elle soit accolée à l'épiderme, n'est pas une sécrétion ectodermique. Elle résulterait de l'action des cellules épithéliales sur la substance diffuse conjonctive. De cette sécrétion résulterait un champ très dense à structure fibrillaire; selon **Harrison**, ces fibres ne sont pas intracellulaires.

Chez des embryons un peu plus avancés (à la fin du stade K et au commencement du stade L) la même coloration fait apparaître de place en place un précipité coloré en gris. Plus tard, au stade L-M (10-12 mm.) on constate que

la substance qui se colore en gris bleu par le Mallory modifié (Azanfärbung) et dont la quantité atteint alors son maximum, forme des précipités dans la substance hyaline qui entoure les réseaux du mésenchyme. Dans la région dorsale et ventrale, ce précipité a l'aspect d'une masse poussiéreuse formée par des granulations irrégulières. Cette substance précipitée occupe la place qui dans les préparations colorées au muci-carmin était occupée par un précipité rouge.

On peut admettre d'après l'aspect de ces deux précipités que, à un moment donné, les deux substances sont intimement mélangées dans le milieu intercellulaire

C'est dans ce précipité que de fines fibrilles se voient de place en place, fibrilles d'un diamètre égal dans toute leur longueur. De la basale partent des fibres, elles aussi colorables en bleu par l'Azan qui vont dans les myoseptes et se ramifient ensuite en un réseau de fines fibrilles qui recouvre les masses musculaires.

Si l'on arrache la peau d'un embryon fixé au formol puis étalé et coloré par l'Azan, on aperçoit plusieurs structures. La première est la membrane déjà décrite, qui apparaît comme un fin réseau très serré formé de fibrilles entrecroisées, dont la structure est particulièrement nette, lorsqu'elle dépasse la couche épidermique après l'arrachement. Au-dessous de ce réseau et sans être en liaison avec lui se trouvent les formations en baguettes mentionnées déjà plus haut. Ces baguettes ont été observées par **Lereboullet** en 1873 chez la Perche et la Rotangle. Il les voit apparaître comme une accumulation de granulations plus ou moins réfringentes dans la crête dorsale de l'embryon, où vont plus tard se différencier des nageoires impaires. Quelque temps après on aperçoit des bandelettes transparentes, dirigées vers le corps du poisson, mais toujours situées à une certaine distance de lui. La nageoire caudale aussi apparaît à ce moment finement striée, sans qu'elle renferme aucune trace de rayons.

Lereboullet note que ces rayons « se développent sur place sans l'intervention de cellules particulières et sans doute par le dépôt d'un cytoplasma cartilagineux. Le développement de ces rayons se poursuit toujours dans le sens centripète, les rayons s'allongeant se rapprochent peu à peu du corps du poisson sans cependant le toucher ». Ultérieurement ces baguettes selon **Lereboullet** se transforment en rayons cartilagineux des nageoires. **Mac Intosche** et **Prince** qui ont observé les mêmes formations chez quelques Téléostéens, ne croient pas à la transformation ultérieure de ces rayons en cartilage, sans d'ailleurs préciser ni l'origine ni le caractère de ces baguettes.

Chez les Salmonides observés ces baguettes disposées obliquement à l'axe du corps sous l'épiderme sont de différentes lon-

guez et d'un diamètre variable allant de 1 à 3,7 μ , et pour la plupart des cas effilés aux extrémités. Au fort grossissement on distingue souvent sur des baguettes fixées et colorées une structure. La baguette dans ces cas paraît divisée en plusieurs segments, comme si le fixateur avait produit une coagulation d'une substance interne,



FIG. 30. — Coupe oblique montrant les baguettes sous-épidermiques et leurs relations avec le tégument et le mésenchyme.

tout en laissant intacte la gaine extérieure. Il est hors de doute que ces baguettes ne sont pas d'origine cartilagineuse et ne forment pas ultérieurement les rayons des nageoires. En aucun moment elles ne paraissent être en contact avec aucun système cellulaire et si même par hasard des cellules libres ou pigmentaires entrent en contact avec elles, elles ne contribuent en

aucune façon à leur formation.

Il est probable que chez les Téléostéens il s'agit d'une formation de collagène. Ce système se formerait sans intervention de cellules d'un ordre quelconque et appartiendrait au même groupe de formations que la gaine de la chorde dorsale et la membrane basale observée par **Harrison** dans le balancier de la larve d'*Axolotl*.

RÉSUMÉ

Comme l'a montré **Laguesse** l'étude du développement du mésenchyme est particulièrement aisée à poursuivre *in vivo* sur les embryons de *Salmonides* (*Salmo salar*, *Trutta fario*).

Ce mésenchyme des *Salmonides* est constitué par des cellules mésoblastiques de différentes origines. La crête dorsale du mésenchyme et le mésenchyme ventral post-anal et caudal sont constitués par des cellules qui dérivent en majeure partie du sclérotome. Ces parties du réseau de mésenchyme sont formées par l'anastomose de cellules étoilées à prolongements grêles.

Le réseau de mésenchyme sous-intestinal est de nature somatopleurale et se présente souvent sous l'aspect de larges rubans polynucléés.

Le mésenchyme se développe dans un milieu intercellulaire hyalin et semi-fluide dans lequel on constate la présence d'une substance colorable par le muci-carmin.

Par une action mécanique — arrachement de la peau, emploi des ultra-sons — l'état colloïdal des cellules est changé. Les cellules forment dans ce cas de petits lobopodes changeant de forme et présentent une analogie avec les cellules du mésenchyme en division.

Au point de vue cytologique la structure des cellules du réseau mésenchymateux ne diffère pas de celle qui est déjà décrite dans le mésenchyme des autres Vertébrés. Au contraire les cellules libres, qui apparaissent dans le réseau à la fin du stade H et sont essentiellement mobiles, ne correspondent exactement ni aux cellules du type histiocytaire, ni aux cellules du type lymphocytoïde. Ce sont des cellules granuleuses, acidophiles non colloïdopexiques.

Dans des parties d'embryon en survie *in vitro* la différenciation des cellules pigmentaires (xanthophores) à partir des cellules du mésenchyme a été observée.

Un système, d'origine collagène, et composé d'une membrane et d'une série de baguettes est observé chez les embryons des Salmonides sous l'épiderme. Ces formations sont probablement comparables à la gaine de la chorde dorsale et à la membrane collagène étudiée par **Harrisson** (1925) dans le balancier de la larve d'*Axolotl*.

Index bibliographique.

- BAITSELL (G.), 1921. — A study of the development of connective tissue in Amphibia. *Amer. Journ. Anat.*, vol. 28.
- 1925. — On the origin of the connective tissue ground substance in the Chick embryo. *Quat. Journ. of Microsc. Sci.*, vol. 69.
- BECHER (H.), 1929. — Ueber die Entwicklung der Xantophoren in der Haut der Knochenfische. *Zeitschr. Wissen. Biol. Abt. D Roux's Arch. Ent. Mech. Organ.*, Bd. 119, p. 143-70.
- 1929. — Ueber die Entwicklung der Farlesriff Zellen in der Haut der Knochenfische. *Verhandl. Anat. Ges.*, Bd. 38, p. 164-181.
- BRACHET (A.), 1921. — *Traité d'Embryologie des Vertébrés*. Masson éd., Paris.
- CLARK (E. R.), 1912. — Further observations on living growing lymphatics : their relation to the mesenchyme. *Amer. Journ. Anat.*, vol. 13, p. 351.
- 1916. — A study of the reaction of mesenchyme cells in the Tad pole's tail toward injected oil globules. *Anat. Rec.*, vol. II, p. 1.

- DANTSCHAKOFF (V.), 1909. — Untersuchungen über die Entwicklung von Blut und Bindegewebe bei Vögeln. Das lockere Bindegewebe des Hühnchens im fetalen Leben. *Arch. f. Mikrosk. Anat.*, Bd. 73, p. 117.
- 1908. — Untersuchungen über die Entwicklung d. Blutes und Bidegewebes vei der Vogeln. I. Die erste Entstehung der Blutzellen beim Hühnerembryo. *Anat. Hefte*, Bd. 37, H. 3.
- DUESBERG (I.), 1910. — Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles. *Arch. f. Zellforsch.*, Bd. IV, p. 603.
- FAURÉ-FREMIET (E.), 1930. — Le mésenchyme et l'apparition de la fonction colloïdopexique chez les embryons des Téléostéens. *C. R. Assoc. Anat.* 25^e R. *Amsterdam*, p. 139.
- FERGUSON (I. S.), 1912. — The behavior and relations of living connective tissue cells in the fins of Fish embryo. *Amer. Journ. Anat.*, vol. 13, p. 129.
- FREUNDLICH (H.), 1927. — Neuere Fortschritte der Kolloidchemie und ihre biologische Bedeutung. *Prot.*, Bd. 11, h. 2, p. 278.
- GOODRICH (H. B.), 1924. — Cell behavior in tissue cultures. *Biol. Bull.*, vol. 46, p. 252.
- HARRISON (R.), 1925. — The development of the balancer in *Amblystoma*, studied by the method of transplantation and in relation to the connective tissues problem. *Journ. Exp. Zool.*, vol. 41, p. 349.
- HARVEY (N.), 1930. — Biological aspects of ultrasonic waves; a general survey. *Biol. Bull.*, vol. 59, n° 3, p. 306.
- HENNEGUY (L. F.), 1888. — Recherches sur le développement des Poissons osseux. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. 24, p. 413.
- HERTWIG (O.), 1888. — *Lehrbuch der Entwicklung*, vol. 1, p. 743. Ed. G. Fischer.
- HERWERDEN et AKKERINGA, 1928. — Ueber die Lebeneobachtung einer Wabenschicht im Randgebiete des Bindegewebes. *Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, Bd. 7, p. 495.
- JOLLY (J.), 1923. — *Traité d'Hématologie*, Maloine éd., Paris, 2 vol.
- KOLLER (P.-C.), 1929. — Experimental studies on pigment formation. I. The development *in vitro* of the mesodermal pigment cells of the Fowl. *Arch. f. Exper. Zellforsch.*, Bd. 8, p. 490.
- LAGUESSE (L.), 1894. — Développement du pancréas chez les Poissons osseux. *Journ. Anat. Physiol.*, n. I, p. 79.
- 1901. — Quelques observations sur la mobilité des cellules du mésenchyme. *C. R. Assoc. Anat.* 3^e Ses., Lyon, p. 217.
- 1919. — Sur la structure du tissu conjonctif dans le cordon ombilical de la Torpille. *Arch. Biol.*, t. 30, p. 213.
- 1921. — La structure lamelleuse et le développement du tissu conjonctif lâche chez les Mammifères? *Arch. Biol.*, t. 31, p. 173.
- 1926. — La première ébauche des fibrilles conjonctives provient-elle du chrodrôme. *Arch. Anat. Microsc.*, t. 22, p. 129.
- 1926. — Développement de la Cornée chez le Poulet. Rôle du Mésostroma. *Arch. Anat. Microsc.*, t. 22, p. 215.
- LEON (C.), 1932. — *L'histogenèse de l'ébauche splénique chez les Salmonides (sous presse)*.
- LEREBOULET (1873). — Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, Perche, etc. *Mémoires Sav. Etrangers Acad. des Sciences*, t. XVII, p. 637.
- LEWIS (W.-H.), 1923. — Mesenchyme and mesothelium. *Journ. Exp. Med.*, v. 38, p. 257.
- MAC INTOSCHE (W.-C.) and PRINCE, 1890. — On the development and life histories of the Teleostean and other Fishes. *Trans. of the Roy. Soc. of Edimburgh*, vol. XXXV, part. III, n° 19, p. 665.
- MAWAS (J.) et MAGITOT (A.), 1912. — Étude sur le développement du corps vitré et de la zonule chez l'Homme. *Arch. Anat. Microsc.*, t. 14, p. 41.
- MAXIMOFF (A.), 1906. — Über die Zellformen des lockeren Bindegewebes. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 67, p. 680.
- 1909. — Untersuchungen über Blut und Bingedewebe. I. Die frühesten Entwicklungsstadien der Blut and Bindegewebszellen beim Säugtierembryo. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 73, p. 444.
- 1923. — Untersuchungen über Blut und Bindegewebe X. Ueber die Blutbildung

- bei den Selachien im erwachsenen und embryonalen Zustande. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 97, p. 623.
- MEVES (F.), 1908. — Die Chondriosomen als Träger erblichen Anlagen. Cytologisch. Studien am Hühner embryo. *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 73, p. 816.
- 1916. — Ueber die Strukturen in den Zelle des embryonalen Stützgewebe. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 75, p. 149.
- MURISIER (P.), 1920. — Le pigment mélanique de la Truite (*Salmo lacustris* L.). *Rev. Suisse Zool.*, v. 28, n° 4, pp. 41-97, n° 9, p. 145-195, p. 243-299.
- PETERFI, 1927. — Die Wirkung des Anstechens auf das Protoplasma lebender Zellen. II Anstichversuche an *in vitro* gezüchteten Vogelmonozyten. *Arch. f. Exper., Zellforsch.*, Bd. 4, p. 155.
- PETERFI et OLIVO, 1927. — Die Wirkung des Anstechens auf das Protoplasma lebender Zellen. I. Anstichversuche an *in vitro* gezüchteten Myoblasten. *Arch. f. exper. Zellforsch.*, Bd. 4, p. 198.
- RENAUT (J.), 1927. — *Traité d'Histologie pratique*, t. I, p. 183.
- SABIN (F.), 1917. — Preliminary note on the differentiation of angioblasts and the method, etc. *Anat. Rec.*, vol. 13, p. 199.
- STOCKARD (Ch.), 1915. — An experimental study of the origin of blood and vascular endothelium in the Teleost embryo. *Anat., Rev.*, vol. 9, p. 1.
- 1915. — Differentiation of wandering mesenchymal cells in the living yolk-sac. *Science N. S.*, vol. 42, p. 537.
- 1915. — A study of wandering mesenchymal cells on the living yolk-sac and their developmental products: chromatophores, vascular endothelium and blood cells. *Amer. Journ. Anat.*, v. 18, p. 525.
- STUDNICKA (F.), 1909. — *Das Epidermis des Vertebraten*. Verl. Bergmann.
- 1911. — Das Mesenchym und das Mesotroma der Froschlärven und deren Produkte. *Anat. Anz.*, Bd. 40, p. 33.
- 1913. — Das Extracelluläre Protoplasma. *Anat. Anz.*, Bd. 44, p. 561.
- 1925. — Die Cuticula und die Grenzschichten d. tierischen Zellen. *Zeitschr. f. Zellenforsch. u. mikr. Anat.*, Bd. 2, H. 3, p. 408.
- 1926. — Noch einmal die Cytodermes, das Mesostroma und die Grundsubstanz. *Zeitschr. f. Zellenforsch. u. mikr. Anat.*, Bd. 3, p. 365.
- STUDNICKA et FLORIAN. — Les cytodermes et le mésostroma chez quelques jeunes embryons humains. *C. R. Assoc. Anat.*, Prague, p. 437.
- SWAEN et BRACHET (A.), 1899. — Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les Poissons Téléostéens. *Arch. Biol.*, t. 165, p. 178.
- 1901. — Étude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les Poissons Téléostéens. II^e partie. *Arch. Biol.*, t. 18, p. 74.
- SZILLY A. VON, 1904. — Zur Glaskörperfrage. *Anat. Anz.*, Bd. 24, p. 417.
- 1908. — Ueber das Entstehen eines fibrillaren Stützgewebes im Embryo und dessen Verhältnis zur Glaskörperfrage. *Anat., Hefte*, Bd. 35.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

La culture des tissus d'Invertébrés.

Les déplacements de faune dans le canal de Suez.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 24 Mai 1932.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

C. MAURAIN

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Pour le Recteur de l'Académie de Paris,

L. CHARLÉTY

BRODARD & TAUPIN
COULOMMIERS-PARIS
17651-6-32.

